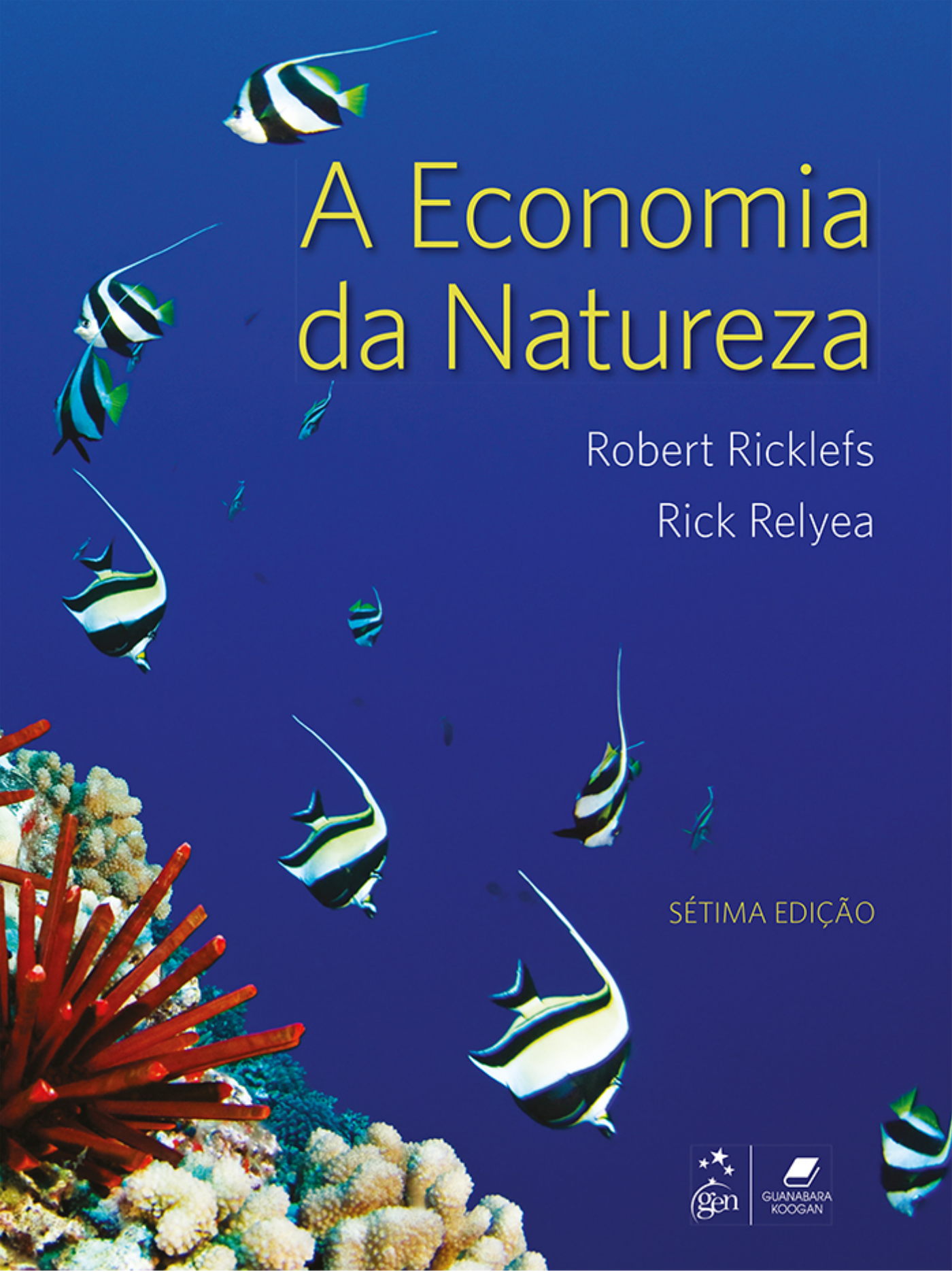


A Economia da Natureza

Robert Ricklefs
Rick Relyea

SÉTIMA EDIÇÃO

gen | GUANABARA KOOGAN

A Economia da Natureza

Robert Ricklefs
University of Missouri-St. Louis

Rick Relyea
University of Pittsburgh

Revisão Técnica
Cecília Bueno
Bióloga
Doutora em Ciências – PPGG/UFRJ
Professora Titular da Universidade Veiga de Almeida

Tradução
Ana Cláudia de Macêdo Vieira (Capítulos 1, 2 e Glossário)
André Luis de Alcantara Guimarães (Capítulos 7 a 10)
Pedro Paulo de Lima-e-Silva (Capítulos 18 a 23 e Apêndice)
Sylvia Elgg Roberto (Capítulos 3 a 6, 11 a 17)

Sétima edição

gen | GUANABARA KOOGAN

- Os autores deste livro e a EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA. empenharam seus melhores esforços para assegurar que as informações e os procedimentos apresentados no texto estejam em acordo com os padrões aceitos à época da publicação, *e todos os dados foram atualizados pelos autores até a data da entrega dos originais à editora*. Entretanto, tendo em conta a evolução das ciências da saúde, as mudanças regulamentares governamentais e o constante fluxo de novas informações sobre terapêutica medicamentosa e reações adversas a fármacos, recomendamos enfaticamente que os leitores consultem sempre outras fontes fidedignas, de modo a se certificarem de que as informações contidas neste livro estão corretas e de que não houve alterações nas dosagens recomendadas ou na legislação regulamentadora. *Adicionalmente, os leitores podem buscar por possíveis atualizações da obra em http://gen-io.grupogen.com.br*.
- Os autores e a editora se empenharam para citar adequadamente e dar o devido crédito a todos os detentores de direitos autorais de qualquer material utilizado neste livro, dispondo-se a possíveis acertos posteriores caso, inadvertida e involuntariamente, a identificação de algum deles tenha sido omitida.

- Traduzido de:

  THE ECONOMY OF NATURE, SEVENTH EDITION

  First published in the United States by
  W.H. FREEMAN AND COMPANY, New York

  Copyright © 2014, 2008, 2001, 1997 by W.H. Freeman and Company

  All Rights Reserved.

  Publicado originalmente nos Estados Unidos por
  W.H. FREEMAN AND COMPANY, New York

  Copyright © 2014, 2008, 2001, 1997 by W. H. Freeman and Company

  Todos os Direitos Reservados.

  ISBN: 978-1-4292-4995-9

- Direitos exclusivos para a língua portuguesa
  Copyright © 2016 by
  EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA.
  Uma editora integrante do GEN | Grupo Editorial Nacional
  Travessa do Ouvidor, 11
  Rio de Janeiro – RJ – CEP 20040-040
  Tels.: (21) 3543-0770/(11) 5080-0770 | Fax: (21) 3543-0896
  www.editoraguanabara.com.br | www.grupogen.com.br | editorial.saude@grupogen.com.br

- Reservados todos os direitos. É proibida a duplicação ou reprodução deste volume, no todo ou em parte, em quaisquer formas ou por quaisquer meios (eletrônico, mecânico, gravação, fotocópia, distribuição pela Internet ou outros), sem permissão, por escrito, da EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA.

- Capa: Diana Blume
  Produção digital: Geethik

- Ficha catalográfica

R396e
7. ed.

Ricklefs, Robert
A economia da natureza / Robert Ricklefs, Rick Relyea; revisão técnica Cecília Bueno; Tradução Ana Cláudia de Macêdo Vieira ... [*et al.*]. – 7. ed. – Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.
il.

Tradução de: Ecology | The economy of nature
ISBN 978-85-277-2962-8

1. Ecologia. I. Relyea, Rick. II. Título.

16-30089

CDD: 577
CDU: CDU: 574

Sobre os Autores

ROBERT RICKLEFS é Professor de Biologia de Curadores na University of Missouri – St. Louis, onde é membro da faculdade desde 1995. Seus ensinamentos em Missouri, e anteriormente na University of Pennsylvania, incluíram cursos em ecologia introdutória e avançada, biogeografia, evolução, e estatística biológica. As pesquisas de Bob abordaram uma ampla diversidade de tópicos em ecologia e biologia da evolução, desde a significância adaptativa dos tratos do histórico de vida de aves, até biogeografia de ilhas e as relações comunitárias de aves, insetos herbívoros e árvores de floresta. Em particular, ele defendeu a importância do reconhecimento do impacto de processos em grande escala sobre os agrupamentos ecológicos locais das espécies. Bob publicou artigos em diversos periódicos, incluindo *Science, Nature, PNAS, Evolution, Ecology, Ecology Letters*, e *American Naturalist*. Suas contribuições foram reconhecidas por doutores *honoris causa* da Université Catholique de Louvain (Bélgica), Aarhus University (Dinamarca) e University of Burgundy (França). Ele é membro da American Academy of Arts and Sciences e da National Academy of Sciences dos Estados Unidos. Bob publicou a primeira edição de *A Economia da Natureza* em 1976 e o coautor Rick Relyea reuniu-se a ele pela primeira vez nesta sétima edição.

RICK RELYEA é Professor de Biologia na University of Pittsburgh, onde é membro da faculdade desde 1999. Em 2005, foi nomeado o Pesquisador Distinto da Reitoria na University of Pittsburgh. Desde 2007, também atua como diretor da estação a campo da University of Pittsburgh, o Laboratório de Ecologia de Pymatuning, onde supervisiona um conjunto de cursos ecológicos a campo e auxilia pesquisadores de todo o mundo. Rick ensinou ecologia introdutória, ecologia comportamental e evolução a milhares de estudantes de graduação. Sua pesquisa é reconhecida em todo o mundo e foi publicada nos principais periódicos ecológicos, incluindo *Ecology, Ecology Letters, American Naturalist,* e *PNAS*. A pesquisa abrange uma ampla diversidade de tópicos ecológicos e evolucionários, incluindo comportamento animal, seleção sexual, ecotoxicologia, ecologia das doenças, plasticidade fenotípica, ecologia de comunidade, ecologia de ecossistemas e ecologia de paisagem. A pesquisa de Rick enfoca os *habitats* aquáticos e a diversidade das espécies que vivem nesses ecossistemas. Ele se empenha para integrar diferentes áreas da ecologia de modo que proporcionem novas descobertas e aplicações.

Prefácio

Desde que *A Economia da Natureza* foi lançada em 1976, tem conquistado seguidores fortes e leais. Esta sétima edição conta com a nova colaboração de Rick Relya. Quando conversamos pela primeira vez a respeito do livro, em 2009, imediatamente ficou claro que tínhamos uma visão semelhante sobre manter tudo o que foi bem-sucedido na edição anterior enquanto fazíamos a atualização. Realizamos uma ampla pesquisa na área para nos certificar do que não poderia faltar em um compêndio; portanto, esta edição é o resultado de um esforço de quatro anos para oferecer ao leitor uma obra de excelência e completamente nova.

Uma nova visão para a sétima edição

Os capítulos são organizados em conceitos, que são repetidos nos subtítulos principais e novamente no resumo do capítulo. Esta nova estrutura possibilita que o leitor tenha foco nas mensagens essenciais de cada capítulo.

Os capítulos contêm substancialmente *mais figuras, que demonstram dados reais, com um equilíbrio melhor entre os sistemas terrestres e aquáticos*. Essas alterações proporcionam aos estudantes mais experiência na observação e na interpretação de dados científicos de diversos sistemas. Também aumentamos a abrangência sobre as interações entre as espécies, ecologia de comunidade e ecologia de ecossistemas para fornecer um escopo mais amplo para um curso introdutório.

Recebemos sugestões de que as aplicações ecológicas fossem integradas por todo o livro, em vez de permanecerem em um capítulo final. Concordamos, *de modo que cada capítulo agora contém diversos estudos com aplicações reais, que ressaltam o valor da compreensão da ecologia e ajudam os estudantes a entenderem por que a ecologia é relevante para sua vida.*

Incluímos a alteração global em todo o nosso curso de ecologia, *discutindo as questões da alteração global em quase todos os capítulos*. Essas alterações ajudam o leitor a fazer as conexões entre ecologia básica e questões ecológicas reais que afetam sua vida.

Para tornar o texto uma atraente ferramenta de estudos, trabalhamos com editores esplêndidos, que nos ajudaram a transformar *a ciência em uma linguagem objetiva, sem simplificar a complexidade dos conceitos*. Também substituímos quase todos os gráficos, fotos e ilustrações no livro por *uma abundância de fotos em alta qualidade, belas ilustrações coloridas e gráficos de fácil interpretação*.

Apresenta o processo de descoberta científica por meio de uma lente global

Como pesquisadores ativos, desejamos que os leitores saibam que a ciência é um processo contínuo. A cada capítulo, *demonstramos como os cientistas iniciam com hipóteses e as testam com dados que os leitores podem visualizar e interpretar.* Demonstramos como as hipóteses iniciais são continuadamente revisadas à medida que novas observações e novos dados são produzidos. Para ajudar a transmitir a natureza dinâmica da ecologia aos nossos estudantes, *mantivemos todos os seus estudos clássicos favoritos, ao mesmo tempo em que adicionamos novos estudos relevantes de todo o mundo*.

Adota uma abordagem de aprendizado pela prática para as ferramentas quantitativas básicas e a utilização dos dados

Como, atualmente, muitos dos estudantes não apresentam a experiência necessária para a aplicação de ferramentas quantitativas básicas, esta edição contém uma nova característica: a "Análise de dados em Ecologia", *para ajudar os leitores a aprenderem técnicas estatísticas e matemáticas básicas que os ecologistas utilizam todos os dias*. Demonstramos como fazer a matemática e em seguida desafiamos os leitores a aplicá-la na seção "Exercício". Realizamos um ponto de integração dessas ferramentas com os estudos de pesquisas que são discutidos nos capítulos.

Para ajudar os estudantes a obterem mais prática com habilidades quantitativas, criamos um recurso ao final de cada capítulo, "Representação dos dados", no qual *os leitores* são desafiados a compreender como criar e interpretar diferentes tipos de gráficos. Para fornecer um retorno imediato, as respostas dos exercícios de "Análise de dados em Ecologia" e "Representação dos dados" são fornecidas ao final do livro.

Considera muitas escalas e diversos *habitats*

Para fazer com que a sétima edição reflita a ampla diversidade da ecologia moderna, *incluímos exemplos de uma ampla diversidade de organismos – de microrganismos a vertebrados*. Esta seção sobre as interações entre as espécies inclui novos capítulos sobre mutualismo e parasitismo para refletir a importância dessas interações nas comunidades ecológicas. Os exemplos de pesquisas também advêm de uma diversidade de *habitats* terrestres e aquáticos.

Promove a educação ecológica por meio de aplicações ambientais

Como orientadores de ecologia, desejamos tornar o material interessante e relevante para nossos leitores. *A adição de centenas de estudos aplicados demonstra a relevância da ecologia na vida dos leitores*. Cada capítulo agora é iniciado com um estudo de caso que chama a atenção e que destaca pesquisas importantes e relevantes para despertar o interesse do estudante. Os capítulos são encerrados com uma aplicação denominada *Ecologia Hoje | Correlação dos Conceitos* – exemplos de ecologia aplicada que reúnem os principais conceitos do capítulo e que demonstram a sua importância prática em uma diversidade de campos, incluindo saúde humana, conservação e manejo do nosso ambiente.

Ao realizarmos todas essas melhorias, nos comprometemos a *simplificar o livro, de 27 para 23 capítulos, de modo que ele seja mais adequado para o curso de um semestre*. Nosso objetivo é proporcionar o material mais relevante para debates em classe e atividades. Com base na opinião de centenas de profissionais de ecologia, aos quais solicitamos a leitura dos capítulos, há ampla concordância de que esta nova edição se trata de uma excelente obra, que irá estimular os estudantes, despertando-lhes interesse. Desejamos uma boa leitura e esperamos receber sugestões!

Robert Ricklefs
Rick Relyea

Agradecimentos

Somos gratos por trabalhar com um incrível grupo de pessoas que tornaram esta nova edição possível. Assim como todo compêndio, cada capítulo teve início com um manuscrito do texto e um de arte, que se transformaram por meio de muitas revisões até tornarem a versão final clara e interessante para os estudantes de graduação. Tivemos o privilégio de trabalhar diariamente com a editora de desenvolvimento Rebecca Kohn e com o editor de arte Lee Wilcox. Essas pessoas desempenharam um papel importante ao revisar meticulosamente esta nova edição. O projeto foi mantido no caminho certo com o grande auxílio da gerente de projeto, Karen Misler. Claire Hunter foi responsável por toda a revisão e as pesquisas. Outras pessoas que desempenharam papéis importantes no sucesso do livro incluem o editor de aquisições sênior Jerry Correa, a editora de projeto Elizabeth Geller, o editor de cópia Fred Burns, a diretora de arte Diana Blume, a artista de *layout* Sheridan Sellers e a gerente de produção Susan Wein. Nossa substituição de quase todos os gráficos, fotografias e ilustrações exigiu um grande esforço por parte de uma equipe espetacular; MGMT elaborou belos gráficos, Nicolle Fuller da Sayo Art fez excelentes ilustrações e a equipe de Deborah Goodsite e Christine Buese foi incansável ao buscar a fotografia certa para atender cada um de nossos pedidos.

Durante as últimas seis edições, incontáveis colegas nos auxiliaram a moldar *A Economia da Natureza* em um livro que introduziu milhares de estudantes às maravilhas da ecologia. Somos extremamente gratos a eles. À medida em que realizamos uma importante revisão nesta sétima edição, mais uma vez recebemos ajuda extensiva a cada etapa do desenvolvimento por parte de muitos de nossos colegas e companheiros. Estendemos nossos sinceros agradecimentos às pessoas a seguir, que gentilmente ofereceram seu tempo:

Loreen Allphin, *Brigham Young University*
Marty Anderies, *Arizona State University*
Tom Arsuffi, *Texas Tech University*
Betsy Bancroft, *Southern Utah University*
Paul Bartell, *Pennsylvania State University*
David Baumgardner, *Texas A&M University*
Christopher Beatty, *Santa Clara University*
Marc Bechard, *Boise State University*
Mark Belk, *Brigham Young University*
Michael F. Benard, *Case Western Reserve University*
Ritin Bhaduri, *Spelman College*
Andrew Blaustein, *Oregon State University*
Steve Blumenshine, *California State University–Fresno*
Michelle D. Boone, *Miami University of Ohio*
Jennifer Borgo, *Coker College*
Victoria Borowicz, *Illinois State University*
Alison Boyer, *University of Tennessee*
Judith Bramble, *DePaul University*
Shannon Bros-Seemann, *San Jose State University*
Ken Brown, *Louisiana State University*
Romi Burks, *Southwestern University*
Willodean Burton, *Austin Peay State University*
David Byres, *Florida State College–Jacksonville*
Walter P. Carson, *University of Pittsburgh*
Michael F. Chislock, *Auburn University*
George Cline, *Jacksonville State University*
Clay Corbin, *Bloomsburg University of Pennsylvania*
Douglas Crawford-Brown, *University of North Carolina at Chapel Hill*

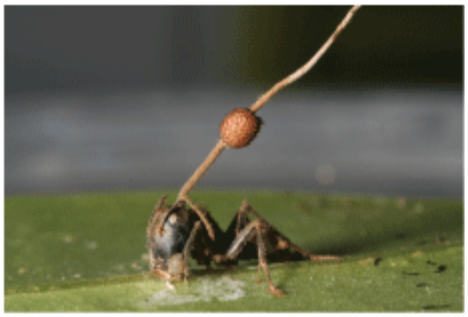
William Currie, *University of Michigan*
Richard Deslippe, *Texas Tech University*
Hudson DeYoe, *University of Texas–Pan American*
James Dunn, *Grand Valley State University*
Kenneth Ede, *Oklahoma State University–Tulsa*
James Elser, *Arizona State University*
Rebecca Ferrell, *Metropolitan State University of Denver*
Kerri Finlay, *University of Regina*
Ben Fitzpatrick, *University of Tennessee*
Lloyd Fitzpatrick, *University of North Texas*
Matt Forister, *University of Nevada*
Norma Fowler, *University of Texas at Austin*
Rachel Elizabeth Gallery, *University of Arizona Tucson*
Pamela Geddes, *Northeastern Illinois University*
Linda Green, *Georgia Institute of Technology*
Danny Gustafson, *The Citadel*
Monika Havelka, *University of Toronto–Mississauga*
Stephen Hecnar, *Lakehead University*
Colleen Hitchcock, *Boston College*
Gerlinde Hoebel, *University of Wisconsin–Milwaukee*
Claus Holzapfel, *Rutgers University–Newark*
Robert Howard, *Middle Tennessee State University*
Jon Hubbard, *Gavilan College*
Anthony Ippolito, *DePaul University*
John Jaenike, *University of Rochester*
Steven Juliano, *Illinois State University*
Thomas Jurik, *Iowa State University*
Doug Keran, *Central Lakes College*
Tigga Kingston, *Texas Tech University*
Christopher Kitting, *California State University–East Bay*
Jamie Kneitel, *California State University–Sacramento*
Ned Knight, *Linfield College*
William Kroll, *Loyola University of Chicago*
Hugh Lefcort, *Gonzaga University*
Mary Lehman, *Longwood University*
Dale Lockwood, *Colorado State University*
Eric Long, *Seattle Pacific University*
Genaro Lopez, *University of Texas–Brownsville*
C. J. Lortie, *York University*
Roy Mason, *Mt. San Jacinto College*
Robert McGregor, *Douglas College*
L. Maynard Moe, *California State University–Bakersfield*
Don Moll, *Missouri State University*
Peter Morin, *Rutgers University*
Patrick Osborne, *University of Missouri–St. Louis*
Peggy Ostrom, *Michigan State University*
Michael Palmer, *Oklahoma State University*
Mitchell Pavao-Zuckerman, *University of Arizona*
William Pearson, *University of Louisville*
Bill Perry, *Illinois State University*

Kenneth Petren, *University of Cincinnati*
Raymond Pierotti, *University of Kansas*
David Pindel, *Corning Community College*
Craig Plante, *College of Charleston*
Thomas Pliske, *Florida International University*
Diane Post, *University of Texas–Permian Basin*
Mark Pyron, *Ball State University*
Laurel Roberts, *University of Pittsburgh*
Robert Rosenfield, *University of Wisconsin–Stevens Point*
Tatiana Roth, *Coppin State University*
Arthur N. Samel, *Bowling Green State University*
Nate Sanders, *University of Tennessee*
Mark Sandheinrich, *University of Wisconsin–La Crosse*
Thomas Sasek, *University of Louisiana at Monroe*
Kenneth Schmidt, *Texas Tech University*
Robert Schoch, *Boston University*
Erik Scully, *Towson University*
Kathleen Sealey, *University of Miami*
Kari A. Segraves, *Syracuse University*
Chrissy Spencer, *Georgia Institute of Technology*
Janette Steets, *Oklahoma State University*
Juliet Stromberg, *Arizona State University*
Keith Summerville, *Drake University*
Carol Thornber, *University of Rhode Island*
David Tonkyn, *Clemson University*
William Tonn, *University of Alberta*
James Traniello, *Boston University*
Stephen Vail, *William Paterson University*
Michael Vanni, *Miami University*
Eric Vetter, *Hawaii Pacific University*
Joe von Fischer, *Colorado State University*
Stephen Wagener, *Western Connecticut State University*
Diane Wagner, *University of Alaska–Fairbanks*
Sean Walker, *California State University–Fullerton*
Xianzhong Wang, *Indiana University–Purdue University Indianapolis*
John Weishampel, *University of Central Florida*
Gene Weller, *Brigham Young University of Idaho*
Marcia Wendeln, *Wright State University*
Tom Wentworth, *North Carolina State University*
Yolanda Wiersma, *Memorial University*
Frank Williams, *Langara College*
Alan E. Wilson, *Auburn University*
Kelly Wolfe-Bellin, *College of the Holy Cross*
Lan Xu, *South Dakota State University*
Todd Yetter, *University of the Cumberlands*

Um novo coautor e uma nova visão.
A sétima edição dá as boas-vindas a Rick Relyea

Cada capítulo da sétima edição de *A Economia da Natureza* foi reestruturado e reescrito para criar uma experiência de aprendizado acessível e de sucesso para os estudantes.

Os capítulos são organizados porconceitos principais



Formiga-carpinteira infectada. Na Tailândia, as formigas-carpinteiras que são infectadas por um fungo descem rastejando das copas e aderem ao lado inferior de uma folha, ao morder a veia da folha e, em seguida, morrer. Após a morte, uma haste produtora de esporos cresce para fora da cabeça da formiga e libera seus esporos no ambiente. (Fotografia de David Hughes/Penn State University.)

da folha até morrer. Após a morte da formiga, o fungo desenvolve uma estrutura produtora de esporos para fora da cabeça da formiga e libera seus esporos no ambiente.

Esse comportamento incomum da formiga não a beneficia a, mas sim o fungo. A umidade mais alta encontrada na parte inferior da floresta tropical é mais adequada para o crescimento fúngico do que as condições mais secas no alto, nas copas. Além disso, se a formiga infectada morresse no seu ninho na copa, suas colegas de ninho removeriam o corpo antes que o fungo pudesse causar o crescimento da estrutura produtora de esporos, que é crítica para a sua reprodução.

A capacidade dos parasitas de atuar como manipuladores de marionetes sobre o comportamento de suas vítimas é apenas uma das maneiras que os parasitas desenvolveram para melhorar a sua aptidão. Como descobriremos neste capítulo, os parasitas apresentam grande diversidade de formas, e seus efeitos sobre os hospedeiros podem variar desde leve a letal. As adaptações que possibilitam que os parasitas infectem os hospedeiros e as adaptações que ajudam estes a resistir às infecções por parasitas oferecem percepções intrigantes a respeito das estratégias das interações de parasitas e hospedeiros.

Fontes: Andersen SB *et al.* The life of a dead ant: The expression of an adaptive extended phenotype. *American Naturalist* 174 (2009): 424-433.
Hughes DP *et al.* Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. *BMC Ecology* 11 (2011): 13.
Lefevre T, Thomas F. Behind the scene, something else is pulling the strings: Emphasizing parasitic manipulation in vector-borne diseases. *Infection, Genetics and Evolution* 8 (2008): 504-519.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Muitos tipos diferentes de parasitas afetam a abundância das espécies de hospedeiros.
- A dinâmica dos parasitas e dos hospedeiros é determinada pela capacidade dos parasitas de infectar os hospedeiros.
- As populações de parasitas e hospedeiros comumente flutuam em ciclos regulares.
- Os parasitas desenvolveram estratégias de ataque, enquanto os hospedeiros desenvolveram estratégias defensivas.

A luta entre os parasitas e os hospedeiros produziu muitos exemplos fascinantes de interações ecológicas e adaptações evolutivas. No Capítulo 1, definimos um parasita como um organismo que vive dentro ou sobre outro organismo, denominado hospedeiro, e que causa efeitos prejudiciais à medida que consome os recursos do hospedeiro. Alguns hospedeiros têm **resistência às infecções**, que é sua capacidade de evitar a ocorrência da infecção; enquanto outros hospedeiros têm **tolerância às infecções**, que é a capacidade de minimizar o dano que uma infecção pode causar. O número de parasitas de uma determinada espécie que um hospedeiro individual consegue abrigar é denominado como a **carga parasitária** do hospedeiro. Em geral, um parasita tem somente uma ou poucas espécies de hospedeiros, embora um determinado hospedeiro possa conter dúzias de espécies de parasitas. De fato, estima-se que aproximadamente metade de todas as espécies na Terra seja de parasitas.

Quando os parasitas causam uma doença infecciosa, nós os chamamos de *patógenos*. No entanto, a infecção por um patógeno nem sempre resulta em doença. Por exemplo, os humanos podem ser infectados pelo vírus da imunodeficiência humana (HIV), mas podem nunca apresentar os sintomas da doença conhecida como síndrome da imunodeficiência adquirida (AIDS). Em muitos casos, não se sabe o que causa a transição da infecção de um hospedeiro por um patógeno até a apresentação da doença.

As doenças infecciosas implicam muitos gastos para as pessoas; a Organização Mundial da Saúde estima que mais de 25% de todas as mortes humanas sejam causadas por doenças infecciosas. Observe que apenas as doenças infecciosas são causadas por patógenos; existem muitas doenças não infecciosas nas quais os patógenos não desempenham uma função.

Resistência às infecções A capacidade de um hospedeiro evitar a ocorrência de infecção.

Tolerância às infecções A capacidade de um hospedeiro minimizar o dano que uma infecção pode causar.

Carga parasitária O número de parasitas de uma determinada espécie que um hospedeiro individual pode abrigar.

Uma experiência de aprendizado organizada.

Neste capítulo, teremos como foco a interação dos parasitas com seus hospedeiros. Nos capítulos posteriores, discutiremos a função maior que os parasitas podem desempenhar nas comunidades e nos ecossistemas. Iniciaremos com a observação dos muitos tipos diferentes de parasitas que existem, incluindo aqueles que causam grandes efeitos em comunidades ecológicas, plantações, animais domesticados e na saúde humana. Em seguida, examinaremos os fatores que determinam se os parasitas podem infectar hospedeiros, se propagar rapidamente por uma população e causar efeitos prejudiciais generalizados. Como os modelos matemáticos podem nos ajudar a compreender a dinâmica populacional das espécies que interagem, também discutiremos os modelos parasita-hospedeiro. Finalmente, consideraremos como os parasitas evoluíram para aumentar suas chances de infectar os hospedeiros, e como os hospedeiros evoluíram para combater o risco de infecções.

Muitos tipos diferentes de parasitas afetam a abundância das espécies de hospedeiros

Os parasitas normalmente têm necessidades específicas de *habitats* e, em consequência, vivem em locais específicos no organismo de um hospedeiro. Nos humanos, por exemplo, os parasitas observam que determinadas partes do corpo são *habitats* altamente adequados. Como ilustrado na Figura 15.1, os piolhos vivem nos cabelos, o verme do fígado reside no fígado, o fungo que causa o pé de atleta reside nos pés, e assim por diante.

Podemos classificar a ampla diversidade de parasitas como *ectoparasitas* ou *endoparasitas*; ambos são comuns em plantas e animais. Os **ectoparasitas** são parasitas que vivem no exterior dos organismos, enquanto os **endoparasitas**

Ectoparasita Um parasita que vive no exterior de um organismo.

Endoparasita Um parasita que vive dentro de um organismo.

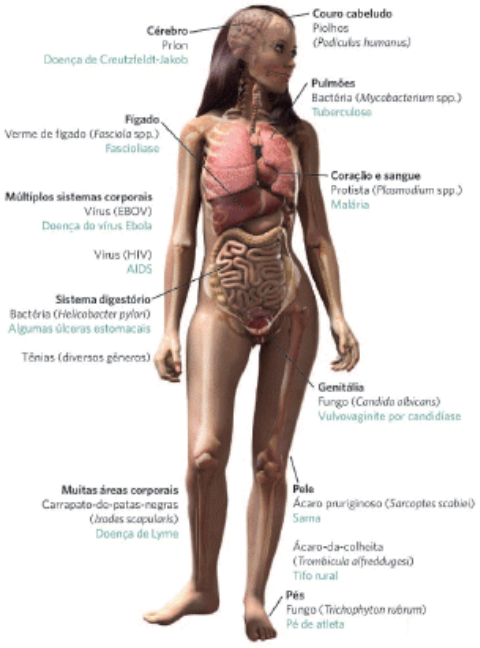


Figura 15.1 *Habitats* preferidos. Os parasitas têm *habitats* preferidos em seus hospedeiros. O corpo humano, por exemplo, oferece ampla diversidade de *habitats* para os parasitas.

...ção que atuam ...população bac... ...durante alguns ...hospedeiro e se ...o sob as folhas ...em uma curta ...spedeiro passe ...pequenos ma... ...r caminhando ...a um hospe... ...os carrapatos ...tos no outono. ...na vegetação, ...iores, como o ...m de oferecer ...um local para ...encontrem e ...seus ovos no ...movimentação dos carrapatos entre diversos hospedeiros resulta em muitas oportunidades para que a bactéria seja transmitida. De fato, pesquisadores observaram que a frequência de infecção com a bactéria é de 25 a 35% para ninfas e 50 a 70% para adultos.

A partir dessa pesquisa, tornou-se claro que cervos, camundongos e tâmias eram as chaves para o ciclo de vida do carrapato. Mas o que afeta as abundâncias dessas espécies? Os pesquisadores descobriram um ator importante a mais: os carvalhos. Os carvalhos produzem quantidades maciças de bolotas a cada poucos anos e estas são um item alimentar importante para cervos, tâmias e camundongos. Em anos com muitas bolotas, os cervos que transportam os carrapatos se reúnem sob os carvalhos, o que causa uma agregação de carrapatos em reprodução, que botam seus ovos sob as árvores. Tâmias e camundongos também são atraídos pelas bolotas, porque o alimento abundante possibilita uma sobrevivência mais alta e aumento da reprodução. Mais roedores e um aumento da densidade de ovos de carrapato levam a maior número de roedores infectados no verão seguinte. Em anos de poucas bolotas, quando cervos e roedores passam mais tempo nas florestas de bordo, a prevalência dos carrapatos infectados é transferida das florestas de carvalhos.

Para examinar quais medidas podem ser adotadas para reduzir o risco de doença de Lyme em humanos, pesquisadores também usaram modelos matemáticos, que incluíam todas as espécies principais. Esses modelos sugeriram que, embora reduções nas densidades de cervos tivessem pouco efeito sobre a população de carrapatos infectados, exceto se a população de cervos fosse completamente erradicada, reduções na população de roedores causariam grande diminuição na população de carrapatos infectados.

A história da doença de Lyme é um excelente exemplo de como a compreensão sobre a ecologia dos parasitas nos possibilita prever quando e onde eles impõem o maior risco para os organismos selvagens e humanos.

Fontes: Ostfeld R. The ecology of Lyme-disease tick. *American scientist* 1997; 85: 338-346. Ostfeld R *et al.* Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk. *PLOS Biology* 2006;4: 1058-1068.

RESUMO DO CAPÍTULO

- **Muitos tipos diferentes de parasitas afetam a abundância das espécies de hospedeiros.** Os ectoparasitas vivem sobre os organismos hospedeiros, enquanto os endoparasitas vivem dentro dos organismos hospedeiros. Como um grupo, os parasitas incluem ampla diversidade de espécies que consistem em plantas, fungos, protozoários, helmintos, bactérias, vírus e prions. Dentre os parasitas que causam doenças (conhecidos como patógenos), aqueles que recentemente se tornaram abundantes são denominados doenças infecciosas emergentes.
- **A dinâmica dos parasitas e dos hospedeiros é determinada pela capacidade dos parasitas de infectar o hospedeiro.** A transmissão de parasitas pode ser horizontal – seja por transmissão direta ou transmissão por um vetor – ou vertical, de pais para os filhos. A capacidade de infectar um parasita também depende do modo de entrada do parasita no hospedeiro e da sua capacidade de: infectar as espécies-reservatório, transferir-se para novas espécies de hospedeiros e evitar o sistema imune do hospedeiro.
- **As populações de parasitas e hospedeiros comumente flutuam em ciclos regulares.** Essas flutuações ocorrem em virtude do aumento da transmissão com a densidade do hospedeiro, mas diminuem à medida que maior proporção da população de hospedeiros desenvolve imunidade. Essas flutuações podem ser modeladas usando o modelo S-I-R.
- **Os parasitas desenvolveram estratégias de ataque, enquanto os hospedeiros desenvolveram estratégias defensivas.** A seleção natural favoreceu os parasitas que podem melhorar a sua probabilidade de transmissão, incluindo manipulações do comportamento do hospedeiro. Os hospedeiros desenvolveram tanto respostas imunes específicas quanto respostas imunes gerais para combater a infecção. Os hospedeiros também podem empregar defesas mecânicas e bioquímicas contra os parasitas. A coevolução ocorre quando parasitas e o hospedeiro se desenvolvem continuamente um em resposta ao outro.

Os conceitos são repetidos nos subtítulos principais e nos resumos do capítulo.

Centenas de exemplos aquáticos

típica para carneiros de 12 anos. Tendo em vista que esses dados foram obtidos a partir dos esqueletos de carneiros que presumivelmente haviam morrido ao longo de um período relativamente curto, não notamos a grande variação na taxa de sobrevivência observada na tábua de vida de coorte do tentilhão-de-cacto.

Ao longo deste capítulo, examinamos como os ecólogos utilizam a sua compreensão sobre as populações para desenvolver modelos matemáticos que imitam os padrões naturais de crescimento populacional. Embora as populações comumente cresçam de modo rápido em baixas densidades, elas se tornam limitadas à medida que se tornam maiores. Os modelos populacionais mais simples são úteis como uma primeira aproximação, mas não são suficientes em relação à maioria das espécies que apresentam taxas de sobrevivência e fecundidade que variam conforme a idade, o tamanho ou o estágio da história de vida. A utilização de tábuas de vida ajuda a incorporar essa complexidade. Conforme veremos adiante, em "Ecologia hoje | Correlação dos conceitos", a análise das tábuas de vida pode ser muito útil para estabelecer prioridades em relação às estratégias de manejo para salvar espécies da extinção.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

SALVAMENTO DAS TARTARUGAS MARINHAS

Tartarugas marinhas. Os modelos populacionais identificaram os estágios na vida que necessitam de mais proteção para possibilitar que as populações de tartarugas se recuperem. Esses modelos são relevantes para todas as espécies de tartarugas marinhas, incluindo esta tartaruga-verde (*Chelonia mydas*) na costa do Havaí. Fotografia de Masa Ushioda/Image Quest Marine.

Sob a cobertura da escuridão, as nadadoras chegam à costa. Após passarem 1 ano no oceano, as tartarugas marinhas fêmeas arrastam-se até a costa e cavam um ninho para pôr seus ovos. Após aproximadamente 2 meses, esses ovos eclodirão e os filhotes se arrastarão em direção ao oceano, onde enfrentarão o desafio dos predadores. Se sobreviverem, necessitarão de duas ou três décadas para se tornarem reprodutoras. Elas podem viver por 80 anos.

Há não muito tempo, muito mais fêmeas chegavam à costa. Das seis espécies de tartarugas marinhas, todas declinaram ao longo dos últimos séculos. Por exemplo, os cientistas estimam que já houve 91 milhões de tartarugas-verdes (*Chelonia mydas*) no Caribe; atualmente, existem aproximadamente 300.000, o que representa declínio de mais de 99%. As tartarugas marinhas, que vivem em águas temperadas e tropicais, estão declinando em todo o mundo. Historicamente, as pessoas as caçavam para alimentação e usavam seus cascos para decoração; mais recentemente, a ocupação das terras causou a perda do *habitat* de praia para deposição de ovos. Operações de pesca comerciais capturam acidentalmente as

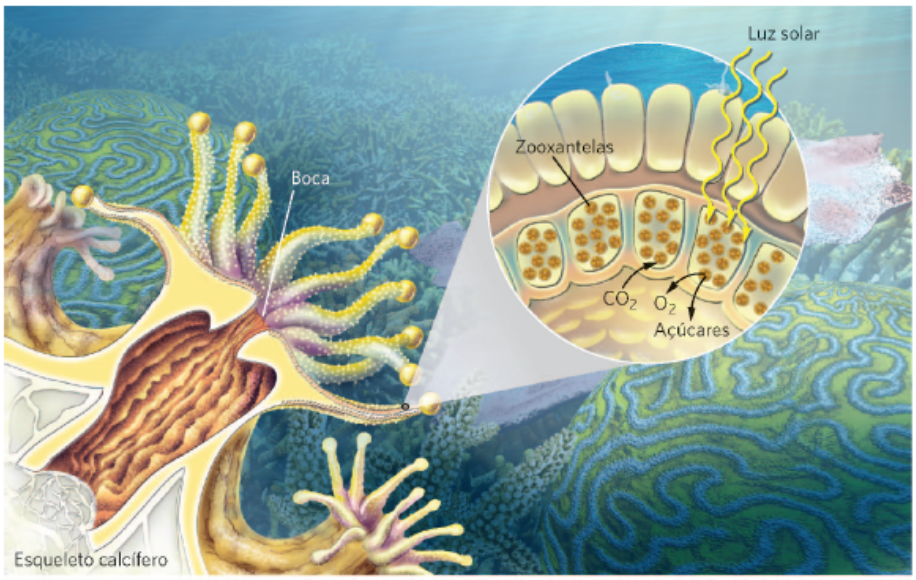
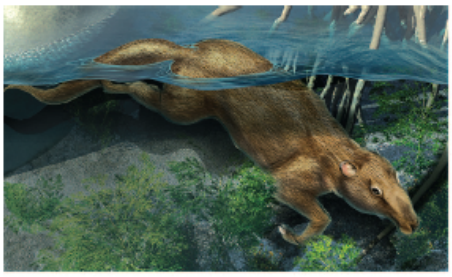


Figura 17.1 Mutualismo entre corais e zooxantelas. Um coral captura o alimento com seus tentáculos, que contêm células picantes, e puxa-o para dentro de sua boca. As algas zooxantelas vivem ao longo da superfície dos tentáculos de um coral, na qual obtêm luz solar para a fotossíntese. Os corais proporcionam um local para as algas viverem e emitem CO_2, que as algas utilizam na fotossíntese. À medida que as algas fotossintetizam, proporcionam açúcares e O_2, os quais são consumidos pelos corais.



Ancestral da baleia. O ancestral das baleias modernas, no gênero *Indohyus*, era um animal terrestre que passava parte de seu tempo na água. Com o tempo, seus descendentes desenvolveram inúmeras adaptações para viver na água, que são encontradas nas baleias modernas.

Figura 17.2 Lesma-do-mar verde. Quando a lesma eclode de um ovo, ela é marrom. Entretanto, à medida que começa a alimentar-se de algas, armazena os cloroplastos das algas nos próprios tecidos. Dessa maneira, acumula um grande número de cloroplastos, seu corpo torna-se verde e é capaz de adquirir a maior parte da sua energia pela fotossíntese, em vez de pela herbivoria. (Fotografia de Nicholas E. Curtis e Ray Martinez, University of South Florida.)

Cada capítulo contém valiosos exemplos contemporâneos e clássicos.

Uma abordagem moderna para a ecologia de comunidade e de ecossistemas

Uma Teia de Interações nas Aranhas Sociais

Se alguma vez você já tiver caminhado por uma floresta ou campo, sem dúvida deve ter visto uma aranha pendurada em uma teia, esperando por algum inseto distraído. A maioria das aranhas vive solitária, exceto na ocasião em que se acasalam. Contudo, algumas espécies de aranhas sociais vivem em grandes grupos compostos de milhares de aranhas. Estas constroem teias que são tipicamente de 1 a 4 m de largura e, ocasionalmente, montam teias maciças de até 100 m de largura. Essas teias são tão grandes que uma única teia pode funcionar como *habitat* para mais de 100 espécies de invertebrados, que incluem muitas outras espécies de aranha.

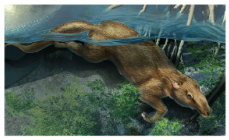
As interações que ocorrem em uma teia como essa são diversas. Algumas das espécies que se juntam à comunidade de invertebrados são aranhas que capturam presas. Os restos que deixam para trás podem ser consumidos pela espécie que constrói a teia. Outras espécies que se juntam à comunidade são predadoras das construtoras de teia. Além disso, as aranhas que constroem e mantêm a teia têm atributos comportamentais específicos. Por exemplo, as teias da aranha *tangle web spider* (*Anelosimus studiosus*), que vive em áreas ripárias, do nordeste dos EUA até o sul da Argentina, são habitadas quase que inteiramente por fêmeas. Estas têm diferentes personalidades; algumas são bastante agressivas, enquanto outras são dóceis. Os indivíduos agressivos são melhores para capturar presas e defenderem-se contra predadores, enquanto dóceis gastam mais do seu tempo construindo a maciça teia.

> "Algumas espécies de aranhas sociais vivem em grandes grupos que montam teias maciças de até 100 m de largura."

A composição da comunidade de aranhas e os atributos comportamentais específicos das que constroem a teia influenciam quanto tempo a comunidade pode persistir. Embora os indivíduos dóceis cresçam e se reproduzam melhor com outras espécies de aranhas, as colônias contendo somente indivíduos dóceis acabam por extinguir-se em curto espaço de tempo. Em 2012, pesquisadores descobriram que a taxa de extinção mais alta nas teias contendo aranhas dóceis está relacionada com a diversidade dos gêneros das outras aranhas que vivem na teia. Quando há um número maior de gêneros delas, é mais provável que a teia contenha tipos predadores das fêmeas dóceis; os gêneros predadores em última instância levarão as fêmeas dóceis à extinção.

Por outro lado, as teias que contêm uma proporção mais alta de fêmeas agressivas mantêm com sucesso uma diversidade mais baixa de gêneros de aranha, porque elas atacam novas aranhas que tentem intrometer-se. Em consequência, essas teias têm menos probabilidade de conter gêneros de aranhas predadoras. Por fim, uma mistura de aranhas dóceis e agressivas obtém o melhor equilíbrio entre a necessidade de capturar e subjugar presas e a necessidade de evitar muitas interações agressivas.

As aranhas de teias. Como aranhas sociais, os indivíduos dóceis e agressivos trabalham juntos para construir teias maciças que capturam uma grande diversidade de presas, incluindo os gafanhotos. (Fotografia de Alexander Wild.)



Ancestral da baleia. O ancestral das baleias modernas, no gênero *Indohyus*, era um animal terrestre que passava parte de seu tempo na água. Com o tempo, seus descendentes desenvolveram inúmeras adaptações para viver na água, que são encontradas nas baleias modernas.

Ampla cobertura das interações entre as espécies, da ecologia de comunidade e da ecologia de ecossistemas.

Destaca abordagens e pesquisas contemporâneas em toda a obra.

Aplicações integradas à medicina e à saúde pública

TUBERCULOSE RESISTENTE A MEDICAMENTOS

Morte por tuberculose. Pacientes tuberculosos em tratamento em um hospital em Tomsk, Rússia. (Fotografia de Vladimir Malygin/Itar-Tass Photos/Newscom.)

A tuberculose, ou TB, é uma doença altamente infecciosa causada por uma micobactéria (*Mycobacterium tuberculosis*); além disso, foi responsável pela morte de pessoas por milhares de anos. Em 2009, por exemplo, os pesquisadores descobriram que os tecidos preservados de uma mulher que morreu há 2.600 anos, e foi mumificada, têm marcadores genéticos da bactéria causadora da tuberculose. Atualmente, especialistas estimam que quase 1/3 da população humana mundial está infectada pela bactéria, embora ela permaneça inativa e não cause problemas para a maioria dessas pessoas. No entanto, a bactéria torna-se ativa em aproximadamente 9 milhões de pessoas a cada ano. A TB causa extensos danos teciduais, fraqueza, suor noturno e sangramentos. É altamente contagiosa – quando um indivíduo infectado tosse ou fala, bactérias são expelidas e podem sobreviver no ar por várias horas e infectar outras pessoas.

Em todo o mundo, a cada ano, 2 milhões de pessoas morrem de TB. Felizmente, pesquisadores médicos desenvolveram um medicamento de baixo custo para combater a tuberculose. Apesar de ter sido altamente eficaz na redução do número de pessoas infectadas com a TB, a bactéria começou a desenvolver resistência a essa medicação.

A tuberculose resistente a medicamentos é um problema crescente em todo o mundo, particularmente na África, Rússia e China. A razão não é um mistério – as bactérias podem crescer rapidamente a números incrivelmente altos e, como já foi abordado na discussão sobre evolução, populações muito grandes são mais propensas a terem um número substancial de indivíduos que apresentam mutações. Ocasionalmente, uma mutação torna a bactéria mais resistente. Os antibióticos representam uma poderosa força seletiva que pode matar rapidamente a maioria de bactérias sensíveis, possibilitando assim que bactérias resistentes prosperem.

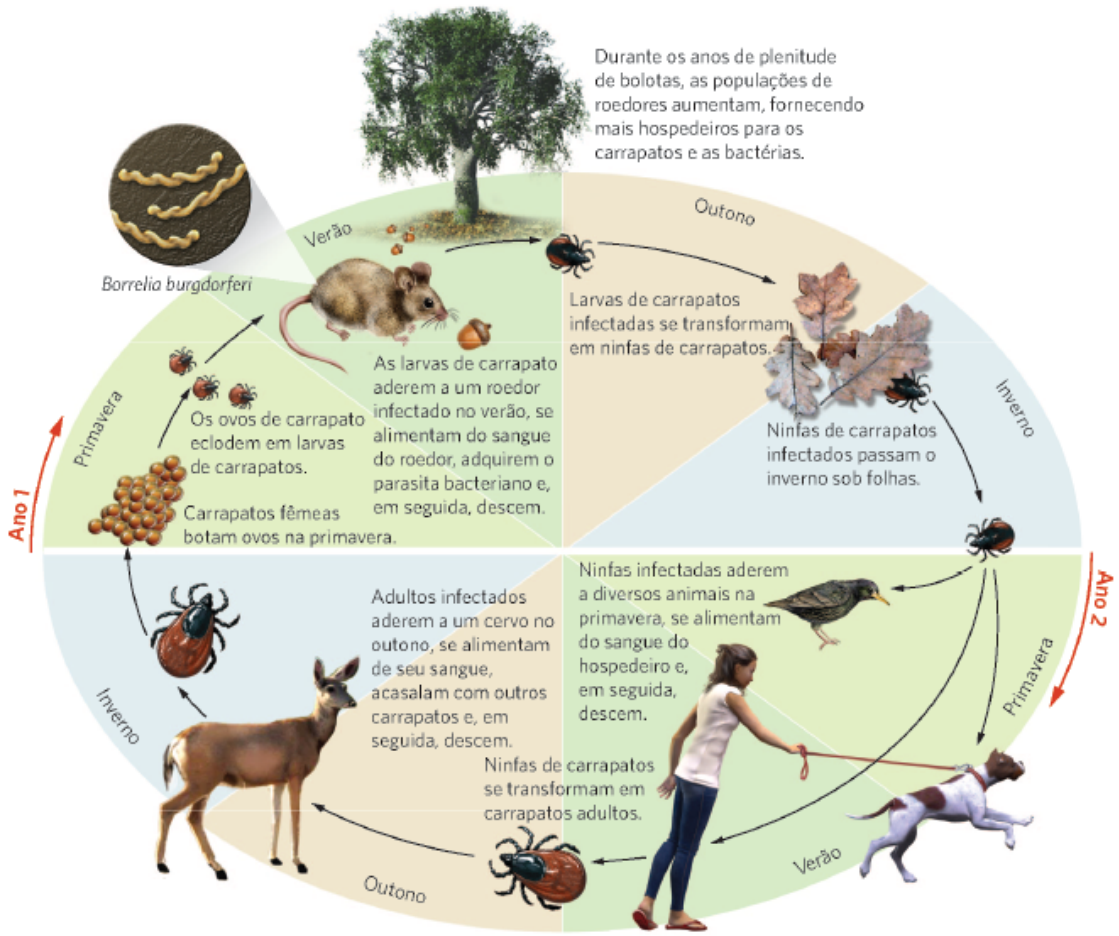
Um dos maiores contribuintes para a evolução da resistência à TB é creditado ao comportamento dos pacientes contaminados. O tratamento típico da tuberculose requer que o paciente tome os remédios diariamente por 1 ano. Embora muitas bactérias sejam mortas logo no início do tratamento, a continuidade do tratamento auxilia a eliminação de todos os patógenos. Às vezes, os pacientes deixam de tomar os remédios porque se sentem melhor após alguns meses ou simplesmente não dispõem de recursos financeiros para custear o tratamento pelo ano inteiro.* Em qualquer caso, a maioria das bactérias resistentes sobreviverá em seus corpos.

*N.R.T.: No Brasil, a medicação é fornecida gratuitamente pelo Ministério da Saúde.

A tuberculose resistente a medicamentos está se tornando um grave problema. Pesquisadores desenvolveram novos tipos de medicamentos para tentar selecionar diferentes atributos da TB, com a esperança de que mesmo que o patógeno desenvolva resistência a uma substância, ele ainda será suscetível a outras. Contudo, atualmente, há um aumento de casos de "tuberculose multidrogarresistente" ou TBMDR, uma linhagem de bactéria que desenvolveu resistência a diversas substâncias. Na Rússia, por exemplo, aproximadamente 20% de todas as pessoas infectadas com TB carregam a linhagem TBMDR. Tais linhagens são muito mais difíceis de matar e os medicamentos necessários são 100 vezes mais caros que os tradicionais. Ainda mais séria é a descoberta do que vem sendo chamado de "tuberculose extensivamente resistente". Esse tipo de TB foi detectado em 45 países, incluindo a Rússia, e não existem medicamentos disponíveis atualmente para eliminá-la. A evolução da resistência da TB é um exemplo excelente do motivo pelo qual precisamos compreender o processo de evolução. Conhecer as fontes de variação genética e a maneira que a seleção atua nessa variação nos auxilia a desenvolver programas de tratamento com fármacos que sejam mais capazes de controlar os patógenos sem produzir linhagens multidrogarresistentes.

Fontes: Altman LK. Drug-resistant TB rates soar in former Soviet regions. 2008. *New York Times*, February 27. http://www.nytimes.com/2008/02/27/health/27tb.html
Goozner M. 2008. A report from the Russian front in the global fight against drug-resistant tuberculosis. *Scientific American*, August 25. http://www.scientificamerican.com/article.cfm?id=siberia-drug-resistant-tuberculosis.

Diversos exemplos demonstram a relevância dos conceitos ecológicos para questões contemporâneas em saúde pública.



Ciclo da doença de Lyme. Uma coleção diversa de espécies afeta a prevalência da bactéria que causa a doença de Lyme. O ciclo tem início quando os carrapatos aderem a roedores infectados e se infectam com a bactéria. Após descerem dos roedores, se transformam em ninfas e passam o inverno sob folhas. Na primavera, as ninfas aderem aos hospedeiros novamente e, em seguida, descem e se transformam em adultos. Como adultos, a maioria dos carrapatos adere a cervos, busca por parceiros e, em seguida, bota ovos. Durante os anos de alta produção de bolotas pelos carvalhos, há abundância de alimento para os roedores, que produzem grandes populações de roedores. Estas levam a grandes populações de carrapatos, que podem infectar uma diversidade de animais, incluindo cervos e humanos.

Os estudantes observam como o pensamento ecológico é essencial para a compreensão da doença infecciosa.

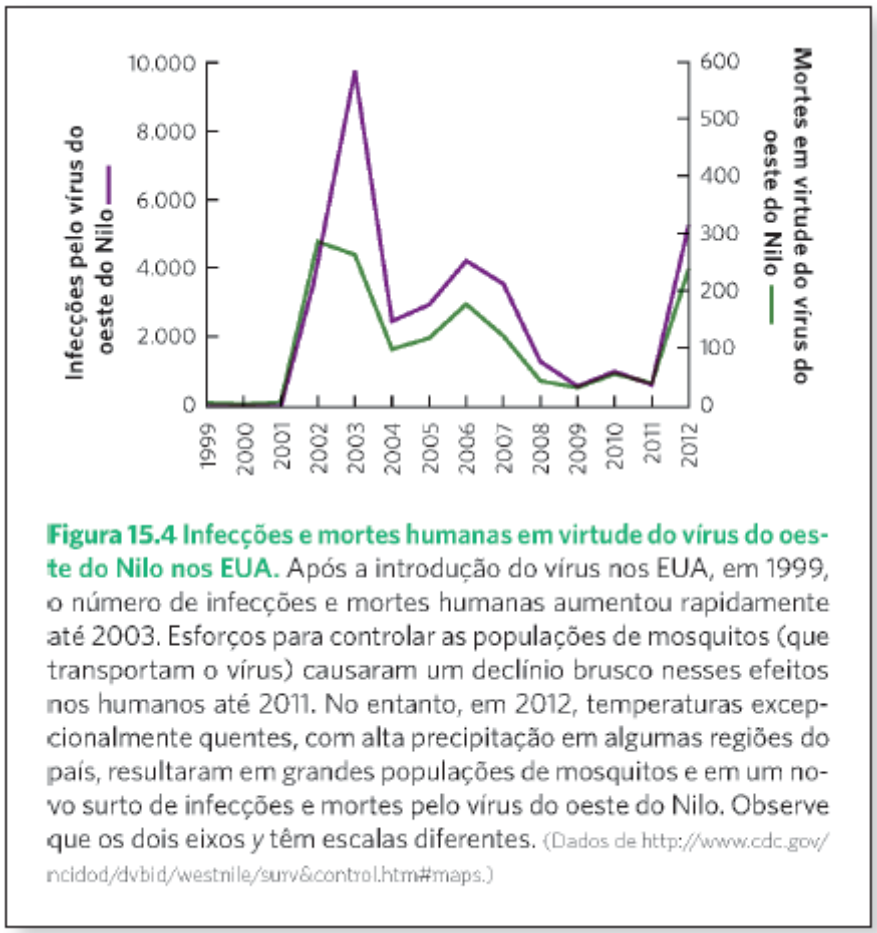
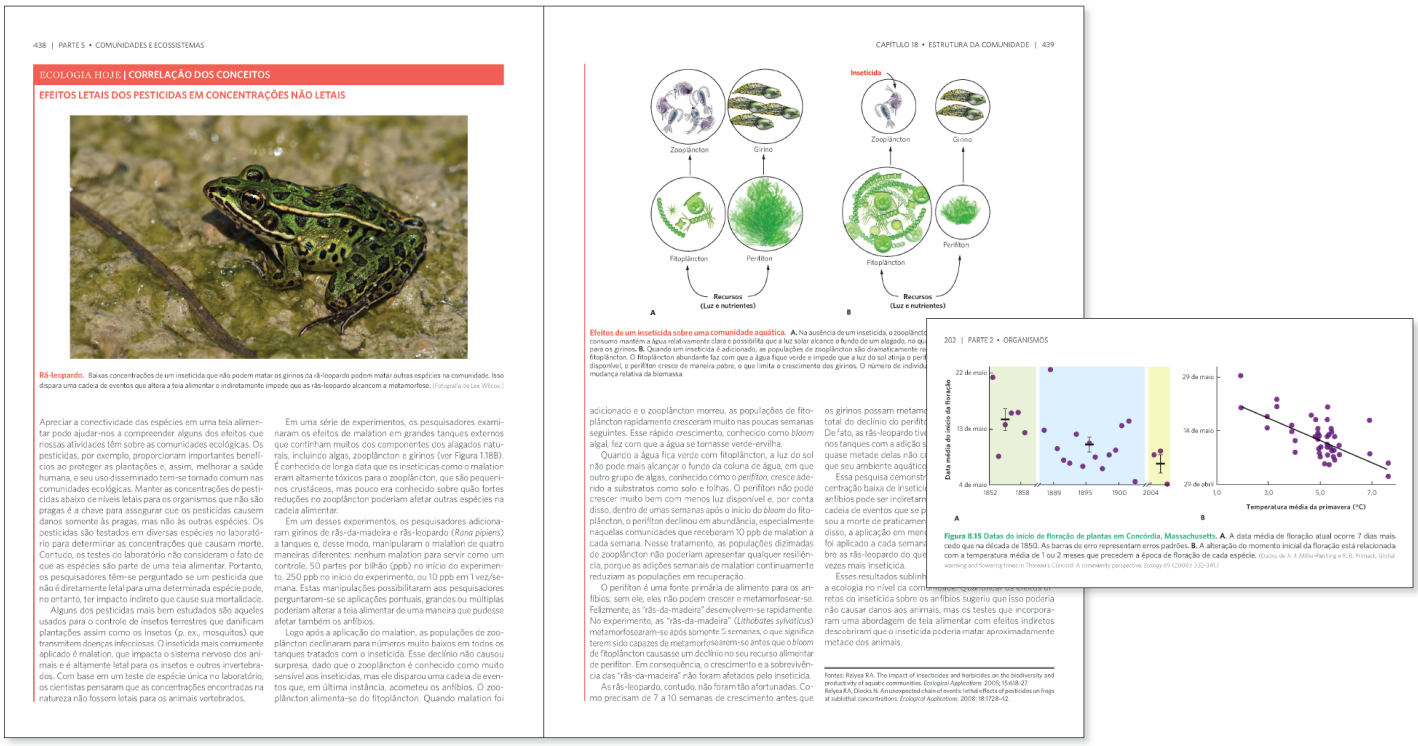


Figura 15.4 Infecções e mortes humanas em virtude do vírus do oeste do Nilo nos EUA. Após a introdução do vírus nos EUA, em 1999, o número de infecções e mortes humanas aumentou rapidamente até 2003. Esforços para controlar as populações de mosquitos (que transportam o vírus) causaram um declínio brusco nesses efeitos nos humanos até 2011. No entanto, em 2012, temperaturas excepcionalmente quentes, com alta precipitação em algumas regiões do país, resultaram em grandes populações de mosquitos e em um novo surto de infecções e mortes pelo vírus do oeste do Nilo. Observe que os dois eixos *y* têm escalas diferentes. (Dados de http://www.cdc.gov/ncidod/dvbid/westnile/surv&control.htm#maps.)

Promove a educação ecológica por meio de aplicações para a conservação e o ambiente



438 | PARTE 5 • COMUNIDADES E ECOSSISTEMAS

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

EFEITOS LETAIS DOS PESTICIDAS EM CONCENTRAÇÕES NÃO LETAIS

Rã-leopardo. Baixas concentrações de um inseticida que não podem matar os girinos da rã-leopardo podem matar outras espécies na comunidade. Isso dispara uma cadeia de eventos que altera a teia alimentar e indiretamente impede que as rãs-leopardo alcancem a metamorfose. (Fotografia de Lee Wilcox.)

Apreciar a conectividade das espécies em uma teia alimentar pode ajudar-nos a compreender alguns dos efeitos que nossas atividades têm sobre as comunidades ecológicas. Os pesticidas, por exemplo, proporcionam importantes benefícios ao proteger as plantações e, assim, melhorar a saúde humana, e seu uso disseminado tem-se tornado comum nas comunidades ecológicas. Manter as concentrações de pesticidas abaixo de níveis letais para os organismos que não são pragas é a chave para assegurar que os pesticidas causem danos somente às pragas, mas não às outras espécies. Os pesticidas são testados em diversas espécies no laboratório para determinar as concentrações que causam morte. Contudo, os testes do laboratório não consideram o fato de que as espécies são parte de uma teia alimentar. Portanto, os pesquisadores têm-se perguntado se um pesticida que não é diretamente letal para uma determinada espécie pode, no entanto, ter impacto indireto que cause sua mortalidade.

Alguns dos pesticidas mais bem estudados são aqueles usados para o controle de insetos terrestres que danificam plantações assim como os insetos (p. ex., mosquitos) que transmitem doenças infecciosas. O inseticida mais comumente aplicado é malation, que impacta o sistema nervoso dos animais e é altamente letal para os insetos e outros invertebrados. Com base em um teste de espécie única no laboratório, os cientistas pensaram que as concentrações encontradas na natureza não fossem letais para os animais vertebrados.

Em uma série de experimentos, os pesquisadores examinaram os efeitos de malation em grandes tanques externos que continham muitos dos componentes dos alagados naturais, incluindo algas, zooplâncton e girinos (ver Figura 1.18B). É conhecido de longa data que os inseticidas como o malation eram altamente tóxicos para o zooplâncton, que são pequenos crustáceos, mas pouco era conhecido sobre quão fortes reduções no zooplâncton poderiam afetar outras espécies na cadeia alimentar.

Em um desses experimentos, os pesquisadores adicionaram girinos de rãs-da-madeira e rãs-leopardo (*Rana pipiens*) a tanques e, desse modo, manipularam o malation de quatro maneiras diferentes: nenhum malation para servir como um controle, 50 partes por bilhão (ppb) no início do experimento, 250 ppb no início do experimento, ou 10 ppb em 1 vez/semana. Estas manipulações possibilitaram aos pesquisadores perguntarem-se se aplicações pontuais, grandes ou múltiplas poderiam alterar a teia alimentar de uma maneira que pudesse afetar também os anfíbios.

Logo após a aplicação do malation, as populações de zooplâncton declinaram para números muito baixos em todos os tanques tratados com o inseticida. Esse declínio não causou surpresa, dado que o zooplâncton é conhecido como muito sensível aos inseticidas, mas ele disparou uma cadeia de eventos que, em última instância, acometeu os anfíbios. O zooplâncton alimenta-se do fitoplâncton. Quando malation foi

CAPÍTULO 18 • ESTRUTURA DA COMUNIDADE | 439

Inseticida

Zooplâncton
Girino
Fitoplâncton
Perifíton
Recursos (Luz e nutrientes)

A B

Efeitos de um inseticida sobre uma comunidade aquática. A. Na ausência de um inseticida, o zooplâncto consumo mantém a água relativamente clara e possibilita que a luz solar alcance o fundo de um alagado, no qu para os girinos. B. Quando um inseticida é adicionado, as populações de zooplâncton são dramaticamente re fitoplâncton. O fitoplâncton abundante faz com que a água fique verde e impede que a luz do sol atinja o per disponível, o perifíton cresce de maneira pobre, o que limita o crescimento dos girinos. O número de indivíd mudança relativa da biomassa.

adicionado e o zooplâncton morreu, as populações de fitoplâncton rapidamente cresceram muito nas poucas semanas seguintes. Esse rápido crescimento, conhecido como *bloom* algal, fez com que a água se tornasse verde-ervilha.

Quando a água fica verde com fitoplâncton, a luz do sol não pode mais alcançar o fundo da coluna de água, em que outro grupo de algas, conhecido como o perifíton, cresce aderido a substratos como solo e folhas. O perifíton não pode crescer muito bem com menos luz disponível e, por conta disso, dentro de umas semanas após o início do *bloom* do fitoplâncton, o perifíton declinou em abundância, especialmente naquelas comunidades que receberam 10 ppb de malation a cada semana. Nesse tratamento, as populações dizimadas de zooplâncton não poderiam apresentar qualquer resiliência, porque as adições semanais de malation continuamente reduziam as populações em recuperação.

O perifíton é uma fonte primária de alimento para os anfíbios; sem ele, eles não podem crescer e metamorfosear-se. Felizmente, as "rãs-da-madeira" desenvolvem-se rapidamente. No experimento, as "rãs-da-madeira" (*Lithobates sylvaticus*) metamorfosearam-se após somente 5 semanas, o que significa terem sido capazes de metamorfosearem-se antes que o *bloom* de fitoplâncton causasse um declínio no seu recurso alimentar de perifíton. Em consequência, o crescimento e a sobrevivência das "rãs-da-madeira" não foram afetados pelo inseticida.

As rãs-leopardo, contudo, não foram tão afortunadas. Como precisam de 7 a 10 semanas de crescimento antes que os girinos possam metamo total do declínio do perifít De fato, as rãs-leopardo fa nos tanques com a adição quase metade delas não c que seu ambiente aquático Essa pesquisa demonstr centração baixa de inseticí anfíbios pode ser indiretam cadeia de eventos que se p seu a morte de praticamen disso, a aplicação em mene foi aplicado a cada semana bre as rãs-leopardo do qu vezes mais inseticida.

Esses resultados sublini a ecologia no nível da com retos do inseticida sobre os anfíbios sugeriu que isso poderia não causar danos aos animais, mas os testes que incorporaram uma abordagem de teia alimentar com efeitos indiretos descobriram que o inseticida poderia matar aproximadamente metade dos animais.

Fontes: Relyea RA. The impact of insecticides and herbicides on the biodiversity and productivity of aquatic communities. *Ecological Applications* 2005; 15:618–27.
Relyea RA, Diecks N. An unexpected chain of events: lethal effects of pesticides on frogs at sublethal concentrations. *Ecological Applications* 2008; 18:1728–42.

202 | PARTE 2 • ORGANISMOS

22 de maio
15 de maio
4 de maio
Data média do início da floração
1852
1858
1889
1895
1900
2004
A
29 de maio
14 de maio
29 de abril
1,0
3,0
5,0
7,0
Temperatura média da primavera (°C)
B

Figura 8.15 Datas do início de floração de plantas em Concórdia, Massachusetts. A. A data média de floração atual ocorre 7 dias mais cedo que na década de 1850. As barras de erro representam erros padrões. B. A alteração do momento inicial da floração está relacionada com a temperatura média de 1 ou 2 meses que precedem a época de floração de cada espécie. (Dados de A. J. Miller-Rushing e R. B. Primack, Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: A community perspective, *Ecology* 89 (2008): 332–341.)

Ao fim de cada capítulo o boxe ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS apresenta um estudo de caso que aplica diversos conceitos estudados a uma questão ecológica contemporânea.

Os efeitos e os desafios da alteração climática global são considerados em todo o texto.

Uma abordagem de aprendizado pela prática para as ferramentas quantitativas básicas e a utilização dos dados

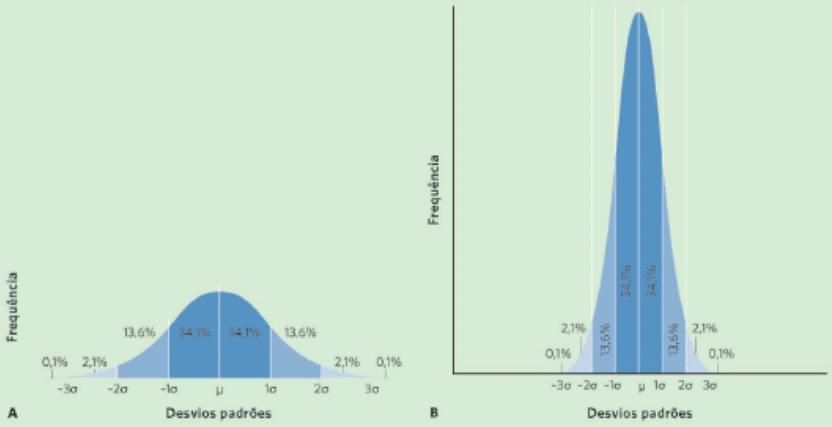
Desvio padrão e erro padrão

Quando os pesquisadores testaram os efeitos do sal das estradas nas larvas dos anfíbios, eles expuseram grupos de larvas a três concentrações de sal e repetiram o experimento cinco vezes. No capítulo anterior, discutimos como os ecólogos usam os dados dos experimentos manipulados para determinar como diferentes fatores afetam a média e a variância das variáveis medidas. Embora a variância seja uma medida útil de quão consistente são as medidas entre as repetições, os ecólogos também usam várias outras medidas relacionadas da variação, incluindo o *desvio padrão da amostra* e o *erro padrão da média*. Cada um desses indicadores pode ser calculado de uma medida da variância da amostra (s^2) como discutido no Capítulo 1.

Quando os dados são coletados de amostras limitadas de uma distribuição muito maior de dados, podemos obter informação adicional sobre os dados calculando um *desvio padrão da amostra*. O **desvio padrão da amostra** nos dá uma maneira padronizada de medir o quão amplamente os nossos dados estão afastados da média. Desvios padrões grandes da amostra indicam que muitos dados se encontram longe da média; desvios padrões pequenos indicam que a maioria dos nossos dados está próxima do valor médio.

Se os dados estão distribuídos segundo a curva normal (*i. e.*, se eles se ajustam a uma curva em formato de sino, como a da figura à direita), então em torno de 68% dos dados estarão dentro do intervalo de um desvio padrão da média. Além disso, aproximadamente 95% dos nossos dados estarão dentro do intervalo de dois desvios padrões da média, e 99,7% dentro do intervalo de três desvios padrões da média. Para os dados que tenham uma distribuição ampla de ocorrências, como na figura (A), o valor do desvio padrão será grande. Para os dados que tenham uma distribuição estreita de ocorrências, como na figura (B), o valor do desvio padrão será pequeno.

Desvio padrão da amostra Estatística que fornece uma maneira padronizada de medir o quão amplamente os dados estão afastados da média.



Distribuição normal. Em uma distribuição normal, as observações mais frequentes ficam perto da média e as observações menos frequentes ocorrem longe da média. As áreas em azul-escuro representam um desvio padrão da média e contêm 68,3% de todos os dados. As áreas em azul médio e escuro combinadas representam dois desvios padrões da média, e contêm 95,5% de todos os dados. As áreas em azul-claro, médio e escuro combinadas representam três desvios padrões da média, e contêm 99,7% de todos os dados. A pequena quantidade restante de dados cairá fora de três desvios padrão. **A.** Os dados que têm uma distribuição ampla ("aberta") têm um grande desvio padrão. **B.** Os dados que têm uma distribuição estreita ("fechada") têm um pequeno desvio padrão.

O desvio padrão da amostra, denotado como s, é definido como a raiz quadrada da variância da amostra:

$$s = \sqrt{s^2}$$

O **erro padrão da média** é uma medida útil da variação dos dados, pois leva em conta o número de vezes que a medida foi feita para calcular o desvio padrão. Quanto maior o número de repetições das medidas, mais precisa será a estimativa que deveremos obter da média. Como resultado, um aumento no número de repetições em uma dada experiência produz uma diminuição no erro padrão da média. Como veremos nos capítulos posteriores, o erro padrão da média é geralmente usado para determinar se duas médias são significativamente diferentes uma da outra.

O erro padrão da média (denotado como SE) é definido como o desvio padrão da amostra dividido pela raiz quadrada do número de observações ou repetições da medida (denotado como n):

$$SE = s \div \sqrt{n}$$

Considere o seguinte conjunto de observações sobre a porcentagem de sobrevivência das rãs-de-floresta que foram expostas a concentrações de sal de 0 µS ou 3.000 µS:

Repetição	0 µS	3.000 µS
1	88	32
2	90	37
3	91	41
4	92	45
5	94	50
Média	91	41
Variância	5,0	48,5

Usando os dados das cinco repetições de girinos de rãs expostos a 0 µS, é possível ver que a sobrevida média é de 91% e a variância da amostra é de 5%. Usando esta variância da amostra, podemos calcular o desvio padrão da amostra como:

$$s = \sqrt{s^2} = \sqrt{5} = 2,2$$

e podemos calcular o erro padrão da média como:

$$SE = s \div \sqrt{n} = 2,2 \div \sqrt{5} = 1,0$$

EXERCÍCIO Use os dados coletados de cinco medidas repetidas de girinos da rã-da-floresta expostos a 3.000 µS e calcule o desvio padrão da média e o erro padrão da média.

Erro padrão da média Medida da variação dos dados que leva em conta o número de vezes que a medida foi feita para calcular o desvio padrão.

A ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA introduz técnicas matemáticas e estatísticas em relevantes contextos de pesquisas. As questões levantadas na seção EXERCÍCIO proporcionam ao leitor colocar em prática a teoria estudada.

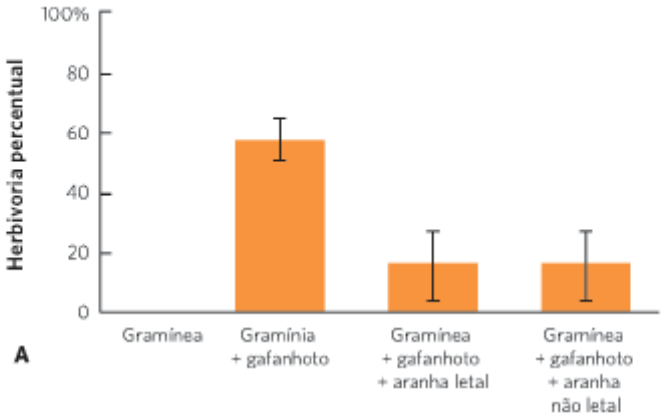
A REPRESENTAÇÃO DOS DADOS apresenta questões que ajudam os estudantes a obter experiência por meio de dados reais.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | COMO A VIDA EM GRUPOS AFETA O RISCO DE PREDAÇÃO

Como discutimos, a vida em grupos apresenta diversos custos e benefícios potenciais. Para determinar se viver em cardumes proporcionou um benefício antipredação para o vairão (peixe-fluvial), os pesquisadores colocaram diferentes quantidades deles em aquários e determinaram quantas vezes predadores de uma espécie maior se aproximavam de cardumes de tamanhos diferentes. Usando os dados da tabela e seu conhecimento sobre cálculo de desvios padrões amostrais do Capítulo 2, calcule as médias e os desvios padrões para o número de aproximações de um predador por minuto em função de tamanhos diferentes de cardumes. Em seguida, plote as médias e os desvios padrões da amostra usando um gráfico linear.

Com base nesses dados, o que você pode concluir sobre o efeito do tamanho do cardume na probabilidade de predação por espécies maiores?

	TAMANHO DO CARDUME DOS VAIRÕES				
TESTE	3	5	10	15	20
1	0,9	0,7	0,4	0,4	0,1
2	0,8	0,8	0,5	0,5	0,1
3	0,7	0,9	0,6	0,3	0,2
4	1,1	0,6	0,8	0,2	0,3
5	1,0	1,0	0,7	0,6	0,3
NÚMERO MÉDIO DE APROXIMAÇÕES/MINUTO					
DESVIO PADRÃO					



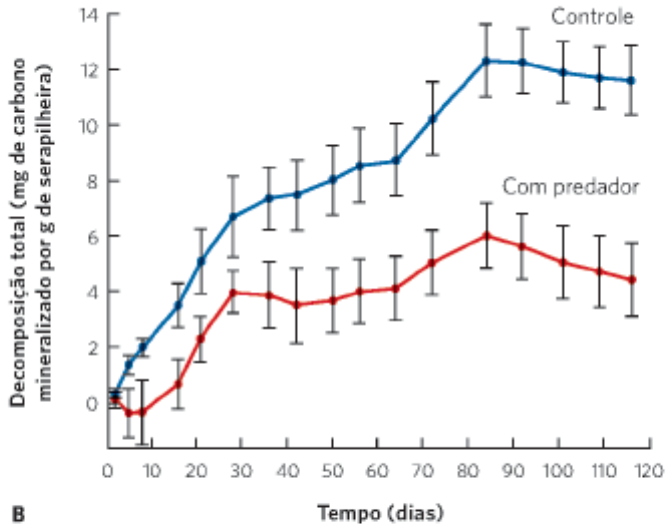


Figura 18.20 Efeitos indiretos mediados pelo atributo. **A.** Quando os pesquisadores criaram comunidades simplificadas com somente gramíneas e gafanhotos, a quantidade de danos às gramíneas foi relativamente alta. Quando aranhas letais foram adicionadas, os gafanhotos causaram menos danos às gramíneas, o que indica ter havido um efeito positivo indireto das aranhas sobre as gramíneas. Quando aranhas com quelíceras coladas foram adicionadas, houve uma redução semelhante na herbivoria, porque os gafanhotos gastaram menos tempo alimentando-se. Esses dados confirmam que o efeito indireto não é mediado pelas reduções na densidade de gafanhotos, mas por mudanças nos atributos deles. **B.** Após os gafanhotos morrerem, seus corpos criados com predadores apresentavam baixo teor de nitrogênio, o que fez com que a decomposição da gramínea morta circundante ocorresse em uma taxa mais baixa. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Beckerman AP, Uriarte M, Schmitz OJ. Experimental evidence for a behavior mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proceedings of National Academy of Science*. 1997; 94:10735-8; Hawlena D *et al.* Fear of predation slows plant-litter decomposition. *Science*. 2012; 336:1434-8.)

Mais de 500 gráficos em todo o texto apresentam e descrevem dados de pesquisas.

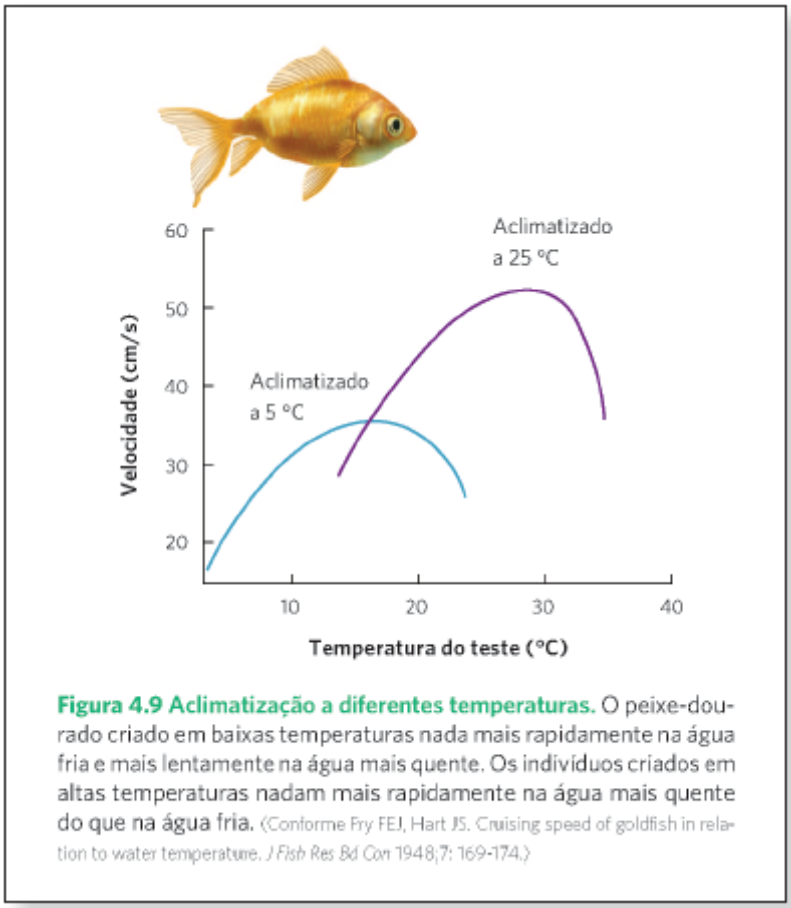


Figura 4.9 Aclimatização a diferentes temperaturas. O peixe-dourado criado em baixas temperaturas nada mais rapidamente na água fria e mais lentamente na água mais quente. Os indivíduos criados em altas temperaturas nadam mais rapidamente na água mais quente do que na água fria. (Conforme Fry FEJ, Hart JS. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. *J Fish Res Bd Can* 1948;7: 169-174.)

Enfoque no método científico e no processo da descoberta

Os estudantes aprendem como os pesquisadores formulam e testam suas hipóteses. O texto demonstra como os pesquisadores desafiam e estendem o trabalho daqueles que vieram antes deles.

Os capítulos apresentam pesquisas do mundo inteiro.

Sumário

Capítulo 1 Introdução | Ecologia, Evolução e o Método Científico

A Procura pela Vida no Fundo do Oceano

Os sistemas ecológicos existem em uma organização hierárquica

Os sistemas ecológicos são governados por princípios físicos e biológicos

Diferentes organismos desempenham diversos papéis nos sistemas ecológicos

Os cientistas usam várias abordagens para estudar a ecologia

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Por que calculamos médias e variâncias?

Os humanos influenciam os sistemas ecológicos

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

Lontra Marinha da Califórnia

PARTE 1 A VIDA E O AMBIENTE FÍSICO

Capítulo 2 Adaptações a Ambientes Aquáticos

A Evolução das Baleias

A água tem muitas propriedades favoráveis à vida

Os animais e as plantas enfrentam o desafio de equilíbrio da água e sal

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Desvio padrão e erro padrão

A assimilação de gases da água é limitada pela difusão

A temperatura limita a ocorrência da vida aquática

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

O Declínio dos Recifes de Coral

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS

Determinando os valores de Q_{10} no salmão

Capítulo 3 Adaptações aos Ambientes Terrestres

A Evolução dos Camelos

A maioria das plantas terrestres obtém nutrientes e água do solo

A luz solar fornece a energia para a fotossíntese

Os ambientes terrestres impõem um desafio para que os animais equilibrem a água, o sal e o nitrogênio

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Diferentes tipos de variáveis

As adaptações a diferentes temperaturas possibilitam a existência de vida terrestre em todo o planeta

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

O Desafio de Cultivar Algodão

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS

Relação da Massa com a Área de Superfície e o Volume

Capítulo 4 Adaptações a Ambientes Variáveis

Os Fenótipos Finamente Ajustados das Rãs

Os sistemas e os processos ecológicos variam no tempo e no espaço

A variação ambiental favorece a evolução de fenótipos variáveis

Muitos organismos desenvolveram adaptações à variação nos inimigos, competidores e parceiros
Muitos organismos desenvolveram adaptações às condições abióticas variáveis
Migração, armazenamento e dormência são estratégias para sobreviver às variações ambientais extremas
ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Correlações
A variação na qualidade e na quantidade dos alimentos é a base da teoria do forrageamento ótimo
ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Resposta à Nova Variação Ambiental
REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
O Comportamento de Forrageamento de Tordos-Americanos

Capítulo 5 Climas e Solos

Onde Cresce o seu Jardim?

A Terra é aquecida pelo efeito estufa
Existe um aquecimento desigual da Terra pelo Sol
ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Regressões
Aquecimento desigual da Terra determina as correntes de ar na atmosfera
Correntes oceânicas também afetam a distribuição dos climas
Características geográficas em menor escala podem afetar os climas regionais e locais
O clima e a rocha subjacente interagem para criar diversos solos
ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Alteração Climática Global
REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Precipitação na Cidade do México, em Quito e em La Paz

Capítulo 6 Biomas Terrestres e Aquáticos

O Mundo do Vinho

Biomas terrestres são classificados pelas suas principais formas de crescimento das plantas
ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Média, mediana e moda
Existem nove classes de biomas terrestres
Biomas aquáticos são classificados por seu fluxo, profundidade e salinidade
ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Mudança Dos Limites Do Bioma
REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Criação de um Diagrama Climático

PARTE 2 ORGANISMOS

Capítulo 7 Evolução e Adaptação

Os Tentilhões de Darwin

O processo de evolução depende da variação genética
A evolução pode ocorrer por processos aleatórios ou por seleção
A microevolução opera no nível da população
ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Força de seleção, herdabilidade e resposta à seleção
A macroevolução opera no nível das espécies e nos níveis mais altos da organização taxonômica
ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Tuberculose Resistente a Medicamentos
REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Seleção natural nos bicos dos tentilhões

Capítulo 8 Histórias de Vida

Viver, Reproduzir e Morrer

Os atributos da história de vida representam a cronologia da vida de um organismo

Os atributos da história de vida são moldados por compensações

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Coeficientes de determinação

Os organismos diferem no número de vezes que se reproduzem, mas, por fim, tornam-se senescentes

As histórias de vida são sensíveis às condições ambientais

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

Seleção de histórias de vida com pesca comercial

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS

Número *versus* massa dos filhotes de lagartos

Capítulo 9 Estratégias Reprodutivas

A Vida Sexual das Abelhas Melíferas

A reprodução pode ser sexuada ou assexuada

Os organismos podem evoluir como sexos separados ou como hermafroditas

As razões sexuais da prole geralmente são equilibradas, mas podem ser modificadas pela seleção natural

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Seleção dependente da frequência

Os sistemas de acasalamento descrevem o padrão de acasalamento entre machos e fêmeas

A seleção sexual favorece os atributos que facilitam a reprodução

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

Micróbios que evitam machos

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS

Seleção dependente da frequência

Capítulo 10 Comportamentos Sociais

A Vida de uma Fazendeira de Fungo

Viver em grupo tem custos e benefícios

Há muitos tipos de interações sociais

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Calculando a aptidão inclusiva

Espécies eussociais levam as interações sociais ao extremo

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

Galinhas intimidadas*

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS

Como a vida em grupos afeta o risco de predação

PARTE 3 POPULAÇÕES

Capítulo 11 Distribuições Populacionais

O Retorno do Lagarto-de-colar

A distribuição das populações é limitada aos habitats ecologicamente adequados

As distribuições populacionais têm cinco características importantes

As propriedades de distribuição das populações podem ser estimadas

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Levantamentos de marcação e recaptura

A abundância e a densidade populacionais estão relacionadas com a abrangência geográfica e o tamanho corporal adulto

A dispersão é essencial para a colonização de novas áreas

Muitas populações vivem em manchas de habitat distintas

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
A invasão da broca cinza-esmeralda

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
distribuição livre ideal

Capítulo 12 Crescimento e Regulação da População

A Explosão Populacional Humana

Sob condições ideais, as populações podem crescer rapidamente

As populações apresentam limites de crescimento

A taxa de crescimento populacional é influenciada pelas proporções de indivíduos em diferentes classes etárias, tamanho e história de vida

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Cálculo dos valores da tábua de vida

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Salvamento das tartarugas marinhas

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Curvas de sobrevivência total

Capítulo 13 Dinâmica Populacional no Espaço e no Tempo

O Monitoramento de Alces no Michigan

As populações flutuam naturalmente ao longo do tempo

A dependência da densidade com retardos de tempo pode tornar as populações inerentemente cíclicas

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Dependência tardia da densidade em flixweed

Eventos aleatórios podem fazer pequenas populações se extinguirem

As metapopulações são compostas de subpopulações que podem apresentar uma dinâmica populacional independente em lugares diferentes

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
A Recuperação do Furão-de-Pés-Pretos

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Exploração do equilíbrio do modelo básico de metapopulação

PARTE 4 INTERAÇÕES DE ESPÉCIES

Capítulo 14 Predação e Herbivoria

O Mistério Secular do Lince e da Lebre

Predadores e herbívoros podem limitar a abundância das populações

Populações de consumidores e populações consumidas flutuam em ciclos regulares

A predação e a herbivoria favorecem a evolução de defesas

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Compreensão da significância estatística

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
O Problema com Gatos e Coelhos

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Resposta funcional dos lobos

Capítulo 15 Parasitismo e Doenças Infecciosas

A Vida dos Zumbis

Muitos tipos diferentes de parasitas afetam a abundância das espécies de hospedeiros

A dinâmica dos parasitas e dos hospedeiros é determinada pela capacidade dos parasitas de infectar os hospedeiros

As populações de parasitas e hospedeiros comumente flutuam em ciclos regulares

Os parasitas desenvolveram estratégias de ataque, enquanto os hospedeiros desenvolveram estratégias defensivas

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Comparação de dois grupos com o teste *t*

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Sobre carrapatos e homens... E a doença de Lyme

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Dados de séries temporais

Capítulo 16 Competição

A Complexidade da Competição

A competição ocorre quando os indivíduos têm recursos limitados
A teoria da competição é uma extensão dos modelos de crescimento logístico
O resultado da competição pode ser alterado por condições abióticas, perturbações e interações com outras espécies
A competição pode ocorrer por meio de exploração ou interferência direta, ou pode ser uma competição aparente

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Teste do qui-quadrado

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Encontro da Floresta nas Samambaias

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Competição por um recurso compartilhado

Capítulo 17 Mutualismo

A Vida dos Caranguejos

Os mutualismos podem melhorar a aquisição de água, nutrientes e locais para viver
Os mutualismos podem auxiliar na defesa contra inimigos
Os mutualismos podem facilitar a polinização e a dispersão de sementes
Os mutualismos podem ser alterados quando as condições mudam
Os mutualismos podem afetar as comunidades

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Comparação de grupos que não têm distribuições normais

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Lidando com a morte de dispersores

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
A função ecossistêmica dos fungos

PARTE 5 COMUNIDADES E ECOSSISTEMAS

Capítulo 18 Estrutura da Comunidade

Uma Teia de Interações nas Aranhas Sociais

As comunidades podem ter fronteiras definidas ou graduais
A diversidade de uma comunidade incorpora tanto o número quanto a abundância relativa das espécies

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Cálculo da diversidade de espécies

A diversidade de espécies é afetada pelos recursos, diversidade de habitat, espécies-chave e perturbação
As comunidades são organizadas em teias alimentares
As comunidades respondem às perturbações com resistência, resiliência ou revezando entre estados estáveis alternativos

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Efeitos letais dos pesticidas em concentrações não letais

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Distribuições log-normal e curvas de abundância ranqueada

Capítulo 19 Sucessão da Comunidade

Geleiras em Retração no Alasca

A sucessão ocorre em uma comunidade quando as espécies substituem umas às outras ao longo do tempo

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Quantificação da similaridade da comunidade

A sucessão pode ocorrer por meio de mecanismos diferentes

A sucessão nem sempre produz uma única comunidade clímax

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Promoção da sucessão em uma faixa de mineração

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
A riqueza de espécies na baía da Geleira

Capítulo 20 Movimento de Energia nos Ecossistemas

A Função da Minhoca nos Ecossistemas Terrestres

A produtividade primária proporciona energia ao ecossistema

A produtividade primária líquida difere entre os ecossistemas

O movimento da energia depende da eficiência de seu fluxo

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Quantificação das eficiências tróficas

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Alimentando um oceano de baleias

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
PPL versus produtividade primária total dos ecossistemas

Capítulo 21 Movimento dos Elementos nos Ecossistemas

Zonas Mortas

O ciclo hidrológico transporta muitos elementos através dos ecossistemas

O ciclo do carbono está intimamente relacionado com o movimento da energia

O nitrogênio circula através dos ecossistemas de maneiras muito diferentes

O ciclo do fósforo se move entre a terra e a água

Nos ecossistemas terrestres, a maioria dos nutrientes regenera-se no solo

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Cálculo das taxas de decomposição das folhas

Nos ecossistemas aquáticos, a maioria dos nutrientes regera-se nos sedimentos

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Ciclagem dos Nutrientes em New Hampshire

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Decomposição de Matéria Orgânica

PARTE 6 ECOLOGIA GLOBAL

Capítulo 22 Ecologia de Paisagem, Biogeografia e Biodiversidade Global

A Magnífica Biodiversidade da Região de Cape Floristic

A ecologia de paisagem examina os padrões e processos ecológicos em escalas espaciais grandes

O número de espécies aumenta com a área

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA
Estimativa do número de espécies em uma área

A teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas incorpora tanto a área quanto o isolamento

Em uma escala global, a biodiversidade é maior próximo ao equador e declina em direção aos polos

A distribuição de espécies no mundo é afetada pela história da Terra

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS
Pegando um longo caminho para a conservação

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS
Curvas de acumulação de espécies

Capítulo 23 Conservação Global da Biodiversidade

Proteção dos Hotspots da Biodiversidade

O valor da biodiversidade surge de considerações sociais, econômicas e ecológicas

Embora a extinção seja um processo natural, sua taxa atual é sem precedentes

As atividades humanas estão causando a perda da biodiversidade

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Meias-vidas dos contaminantes

Os esforços de conservação podem reduzir ou reverter declínios na biodiversidade

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

Devolução dos Lobos a Yellowstone

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS

Gráficos de barra

APÊNDICES

Leitura de Gráficos

Tabelas Estatísticas

Respostas de “Análise de Dados em Ecologia” e “Representação dos Dados”

Leituras Sugeridas

GLOSSÁRIO

CAPÍTULO 1

Introdução | Ecologia, Evolução e o Método Científico

Uma chaminé no fundo do mar. Em algumas regiões do fundo do oceano, água quente contendo compostos de enxofre é liberada do fundo. Os compostos de enxofre fornecem energia para as bactérias quimiossintéticas, que depois servem de alimento para muitas outras espécies que vivem no entorno das chaminés, incluindo esses vermes tubulares cor de ferrugem (*Tevnia jerichonana*), coloridos de laranja pelos compostos de ferro liberados das chaminés. (Fotografia de Peter Batson/Imagem Quest Marine.)

A Procura pela Vida no Fundo do Oceano

No início do século 19, os cientistas criaram a hipótese de que as águas profundas dos oceanos eram desprovidas de vida. Embora, naquela época, não fosse possível explorar as regiões mais profundas do oceano, eles sabiam que a luz solar não poderia penetrar em profundidades superiores a 275 m. Sem luz solar não pode haver fotossíntese; sem fotossíntese, não pode haver plantas ou algas, que servem de alimento para outros organismos. Pensava-se que as baixas temperaturas e pressões extremas das águas do oceano profundo contribuiriam para a ausência de vida no fundo do mar. Considerando que as profundezas do oceano podem exceder 10.000 m, era razoável a hipótese de que as áreas mais profundas do oceano não poderiam sustentar a vida.

Como a exploração continuou ao longo do século 19, os cientistas começaram a coletar organismos de profundidades cada vez maiores do oceano, e as suas ideias sobre os limites da vida começaram a mudar. Em uma expedição em 1873,

os cientistas a bordo do navio de pesquisa britânico HMS *Challenger* arrastaram uma grande e pesada caixa, aberta em um dos lados, suspensa por cordas compridas atrás do navio, pelo fundo do oceano Atlântico. Tal caixa, conhecida como draga, obteve amostras do fundo do mar em diferentes partes do oceano em profundidades de até 4.572 m. Os cientistas ficaram surpresos ao descobrir cerca de 5.000 espécies previamente desconhecidas; quando se tornou claro que a vida florescia em profundidades além da penetração da luz, eles foram forçados a rejeitar a sua hipótese anterior.

"Como tanta vida poderia existir no fundo do oceano?

Depois de descobrir esta rica abundância de vida em alto-mar, os cientistas foram confrontados com a necessidade de entender como ela poderia existir. A falta de luz sugeriu que os organismos do fundo do mar estavam lá, de alguma maneira, sendo sustentados por uma energia não originada pela fotossíntese. Observaram que as águas superficiais do oceano produziam uma queda constante de pequenas partículas originárias da morte e decomposição dos organismos que vivem nessas águas. Essas partículas são chamadas "neve marinha". Além desta, organismos grandes (p. ex., baleias) ocasionalmente morrem e caem no assoalho oceânico. Os cientistas criaram a hipótese de que neve marinha e esses restos de organismos grandes proporcionam a energia necessária para sustentar os organismos das profundezas.

Na década de 1970, os cientistas finalmente conseguiram enviar submersíveis – pequenos submarinos tripulados – para ter uma primeira visão das áreas mais profundas do oceano. Suas descobertas foram chocantes. Eles não só confirmaram que uma grande parte do fundo do oceano suporta organismos vivos, mas também que áreas próximas a aberturas no fundo do oceano (mais tarde chamadas *chaminés hidrotérmicas*) continham uma grande diversidade de espécies do fundo do mar. As chaminés hidrotérmicas liberam plumas de água quente com altas concentrações de compostos de enxofre e outros nutrientes minerais. Uma enorme diversidade de espécies encontra-se no entorno destas chaminés hidrotérmicas, incluindo poliquetas, moluscos, caranguejos e peixes. De fato, a quantidade total de vida nessas profundezas se igualava àquelas vistas em alguns dos lugares de maior diversidade da Terra. Ficou claro que a quantidade de energia contida na matéria orgânica em queda – a neve marinha – não era suficiente para suportar um conjunto tão diverso e abundante de formas de vida. Aquela hipótese inicial agora deveria ser rejeitada.

Como tanta vida poderia existir no fundo do oceano? Como essa vida existia no entorno das chaminés hidrotérmicas, foi sugerido que as chaminés eram, de alguma maneira, responsáveis por isso. Os cientistas sabiam há muito tempo que algumas espécies de bactérias podem obter energia de produtos químicos em vez da energia solar. Para produzir compostos orgânicos, as bactérias usam a energia das ligações químicas combinada com o dióxido de carbono (CO_2) — um processo conhecido como *quimiossíntese* —, de maneira similar às plantas e às algas que usam a energia do Sol e o CO_2 para produzir compostos orgânicos por meio da fotossíntese. Com base nesse conhecimento, os cientistas formularam a hipótese de que as chaminés hidrotérmicas, que liberam água com o gás sulfeto de hidrogênio dissolvido e outros químicos, forneciam uma fonte de energia para as bactérias e que estas poderiam ser consumidas por outros organismos em torno das chaminés. Após vários anos de investigações, os cientistas descobriram que a área imediatamente ao redor das chaminés térmicas continha um grupo de organismos conhecidos como vermes tubulares (pogonóferos), que podem crescer mais de 2 m de comprimento. Esses animais não têm um sistema digestório, mas dispõem de órgãos especializados que abrigam um grande número de bactérias quimiossintéticas, as quais vivem em uma relação simbiótica com os vermes. Os vermes tubulares capturam os gases de sulfeto e o CO_2 das águas circundantes e os passam para as bactérias, que então usam o sulfeto e o CO_2 para produzir compostos orgânicos. Alguns desses compostos são passados para os vermes tubulares, que os utilizam como alimento. Essas bactérias também representam uma fonte de alimento para muitos dos outros animais que vivem próximo às chaminés. Por sua vez, esses animais que ingerem bactérias podem ser consumidos por animais maiores, como os peixes.

A história das chaminés do fundo do mar revela como os cientistas trabalham: eles fazem observações, elaboram hipóteses, testam cada uma delas para confirmar ou rejeitá-las e, se uma hipótese for rejeitada, concebem uma nova. Como será possível notar neste capítulo e nos subsequentes, a ciência é um processo contínuo que, muitas vezes, leva a descobertas fascinantes sobre como a natureza funciona.

Fontes: Dubilier *et al.* Symbiotic diversity in marine animals: The art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews Microbiology* 6 (2008): 725-740.
Dunn RR. *Every Living Thing* (Harper Collins, 2002).

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os sistemas ecológicos existem em uma organização hierárquica.
- Os sistemas ecológicos são governados por princípios físicos e biológicos.
- Diferentes organismos desempenham diversos papéis nos sistemas ecológicos.
- Os cientistas usam várias abordagens para estudar a ecologia.
- Os humanos influenciam os sistemas ecológicos.

▶ A história das chaminés hidrotérmicas oferece uma excelente introdução à ciência da *ecologia*. A **ecologia** é o estudo científico da abundância e distribuição dos organismos em relação a outros organismos e às condições ambientais. A palavra *ecologia* é oriunda do grego *oikos*, que significa "casa" e, portanto, refere-se ao nosso entorno imediato, ou ambiente.

Embora Charles Darwin nunca tenha usado a palavra ecologia em seus escritos, ele avaliou a importância das interações benéficas e prejudiciais entre as espécies. Em seu livro, *A origem das espécies,* publicado em 1859, Darwin comparou o grande número de interações entre as espécies na natureza com o grande número de interações entre os consumidores e os fornecedores no sistema econômico humano. Ele descreveu as interações entre as espécies como "a economia da natureza".

Em 1870, o zoólogo alemão Ernst Haeckel deu à palavra um sentido mais amplo:

> Por ecologia, nós queremos dizer o corpo de conhecimento referente à economia da natureza – a investigação das relações totais dos animais tanto com o seu ambiente orgânico quanto com o seu ambiente inorgânico; incluindo, acima de tudo, suas relações amigáveis e não amigáveis com aqueles animais e plantas com os quais vêm direta ou indiretamente a entrar em contato – em poucas palavras, ecologia é o estudo de todas as inter-relações complexas denominadas por Darwin como as condições da luta pela existência.

A palavra *ecologia* passou a ser de uso geral no fim do século 19; desde aquela época, a ciência da ecologia cresceu e se diversificou. Os ecólogos profissionais, que agora chegam a dezenas de milhares em número, produziram um imenso volume de conhecimento sobre o mundo em torno de nós. A ecologia é uma ciência moderna, ativa, que continua a produzir novos e fascinantes conhecimentos sobre o meio ambiente e nosso impacto sobre ele. Como já visto na história de abertura do capítulo sobre a vida em águas profundas, a ciência é um processo contínuo pelo qual nossa compreensão da natureza muda constantemente. A investigação científica utiliza uma variedade de ferramentas para entender o modo de funcionamento da natureza. Esse entendimento nunca é completo ou absoluto, mas muda constantemente à medida que os cientistas fazem novas descobertas. Ao mesmo tempo, o rápido crescimento da população humana e a crescente sofisticação dos avanços tecnológicos causaram grandes mudanças em nosso ambiente, frequentemente com consequências dramáticas. A partir do conhecimento que os ecólogos fornecem por meio de seus estudos do mundo natural, estamos em uma posição melhor para desenvolver políticas efetivas para gerenciar os problemas ambientais relacionados com o uso de terra, água, catástrofes naturais e saúde pública.

Este capítulo mostra o caminho inicial para pensar como um ecólogo. Ao longo deste livro, consideraremos toda a gama de **sistemas ecológicos** – entidades biológicas que apresentam tanto processos internos quanto interação com o ambiente externo. Os sistemas ecológicos existem em muitos níveis diferentes, que vão desde um organismo individual até todo o globo. Apesar das enormes variações no tamanho, todos os sistemas ecológicos obedecem aos mesmos princípios no que diz respeito aos seus atributos físicos e químicos, e a regulação da sua estrutura e função.

Começamos esta jornada examinando os muitos níveis diferentes de organização dos sistemas ecológicos, os princípios físicos e biológicos que regem esses sistemas, e os diferentes papéis que as espécies desempenham neles. Uma vez entendidas essas noções básicas sobre sistemas ecológicos, serão consideradas as muitas abordagens para estudar a ecologia e, então, a importância da compreensão da ecologia quando confrontada com a grande variedade de maneiras que os humanos afetam nos sistemas ecológicos.

Os sistemas ecológicos existem em uma organização hierárquica

Um sistema ecológico pode ser um *indivíduo*, uma *população*, uma *comunidade*, um *ecossistema*, ou a toda *biosfera*. Como é possível ver na Figura 1.1, cada sistema ecológico é um subconjunto de um nível maior, tal que os diferentes tipos de sistemas ecológicos formam uma hierarquia. Nesta seção, serão examinados os componentes individuais dos sistemas ecológicos e como estudar ecologia em diferentes níveis na hierarquia ecológica.

INDIVÍDUOS

Um **indivíduo** é um ser vivo – a unidade mais fundamental da ecologia. Embora existam unidades menores em biologia (p. ex., um órgão, uma célula ou uma macromolécula), nenhum deles tem uma vida em separado no ambiente. Todos os indivíduos contêm uma membrana ou outro tipo de cobertura, pela qual troca energia e matéria com seu ambiente. Essa fronteira separa os processos e as estruturas internas do sistema ecológico dos recursos e das condições externas do ambiente. No decurso de sua vida, um indivíduo transforma energia e processa materiais. Para conseguir isso, deve adquirir energia e nutrientes do seu entorno e livrar-se de resíduos indesejados. Esse processo altera as condições do ambiente e afeta os recursos disponíveis para outros organismos. Isso também contribui para a transferência de energia e elementos químicos.

POPULAÇÕES E ESPÉCIES

Os cientistas associam os organismos a determinadas espécies. Historicamente, o termo **espécie** foi definido como um grupo de organismos que naturalmente cruzam entre si e produzem descendentes férteis. Com o tempo, os cientistas perceberam que essa definição não se aplica para todas as espécies, visto que nenhuma definição pode se aplicar a todos os organismos. Por exemplo, algumas espécies de salamandras são todas do sexo feminino e só produzem filhas, que são clones de suas mães. Nesse caso, os indivíduos não se cruzam, mas os consideramos indivíduos como pertencendo à mesma espécie, porque são geneticamente muito semelhantes uns aos outros. Além disso, alguns organismos que consideramos espécies distintas podem cruzar. Nos casos em que ocorre esse cruzamento, não se pode usar o isolamento reprodutivo para definir a fronteira entre as espécies.

Ecologia O estudo científico da abundância e distribuição dos organismos em relação a outros organismos e às condições ambientais.

Sistemas ecológicos Entidades biológicas que apresentam tanto processos internos quanto interação com o ambiente externo.

Indivíduo Um ser vivo; a unidade mais fundamental da ecologia.

Espécies Historicamente definido como um grupo de organismos que naturalmente cruzam entre si e produzem descendentes férteis. A pesquisa atual demonstra que nenhuma definição única pode ser aplicada a todos os organismos.

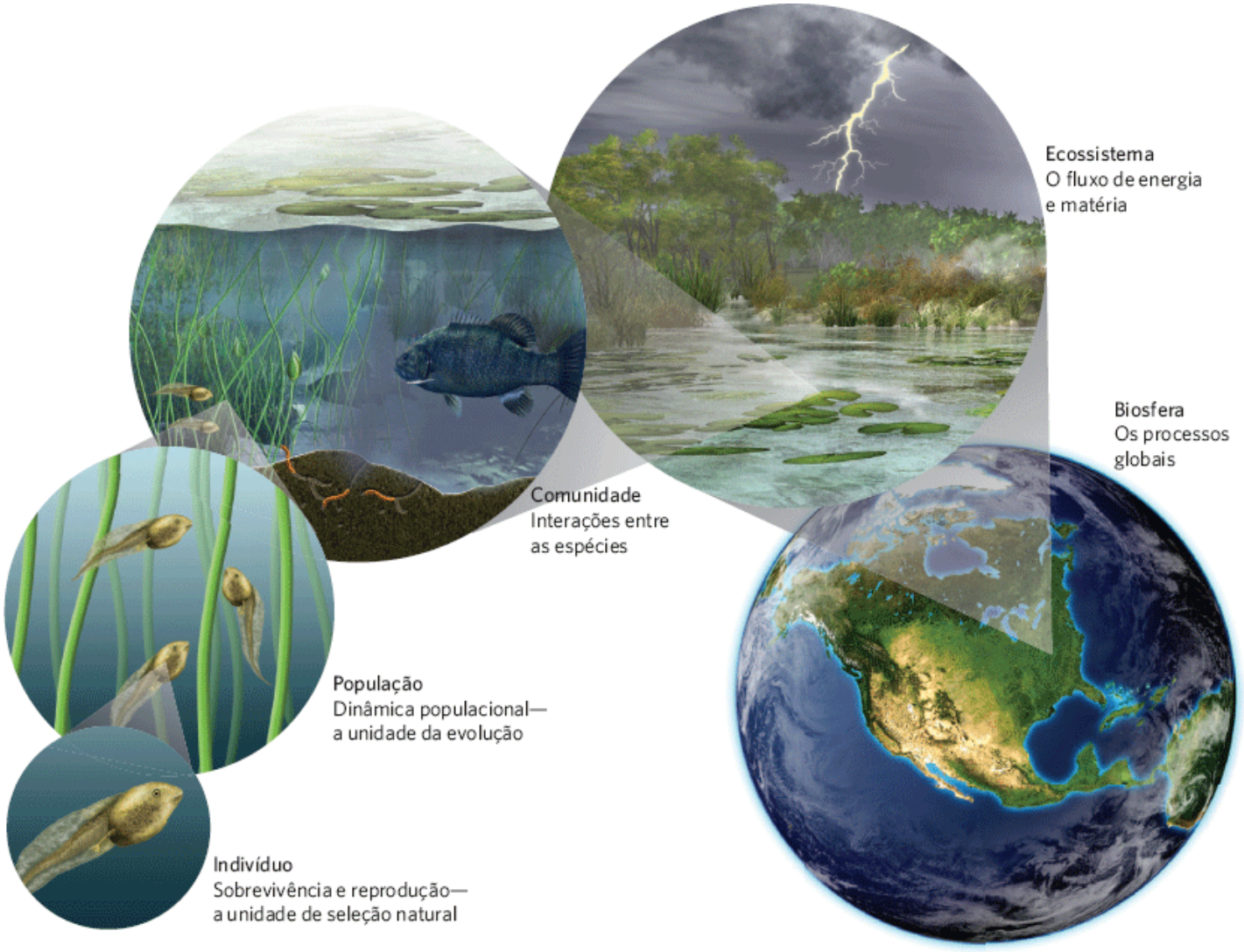


Figura 1.1 Hierarquia de organização nos sistemas ecológicos. Em cada nível de complexidade, os ecólogos estudam diferentes processos.

Definir uma espécie passa a ser ainda mais complicado quando consideramos os organismos tais como as bactérias, que são procariotas; isto é, indivíduos constituídos de uma única célula, sem um núcleo ou quaisquer outras organelas limitadas por membrana. Os cientistas avaliam cada vez mais que organismos procariotas podem transferir partes do seu DNA para outras bactérias que não são parentes próximos, um processo conhecido como *transferência horizontal de genes*. Isso pode

acontecer de diversas maneiras: quando uma bactéria engolfa material genético do ambiente, quando duas bactérias entram em contato e trocam material genético, ou quando um vírus transfere material genético entre duas bactérias. Esses casos tornam difícil agrupar os organismos procariotas em espécies distintas. Apesar dessas dificuldades, o termo *espécie* ainda se prova útil para os ecólogos.

Uma **população** é composta por indivíduos da mesma espécie que vivem em uma determinada área. Por exemplo, é possível falar sobre uma população de peixe-gato que vive em um lago, uma população de lobos no Canadá, ou uma população de vermes tubulares próxima a uma chaminé hidrotérmica no assoalho do oceano. Os limites que determinam uma população podem ser naturais (p. ex., onde um continente encontra o mar). Alternativamente, uma população poderia ser definida por outro critério como uma fronteira política; por exemplo, um cientista pode querer estudar a população de águias (*Haliaeetus leucocephalus*) que vive na Pensilvânia, enquanto os biólogos do US Fish and Wildlife Service poderiam querer estudar a população de águias-de-cabeça-branca dos EUA.

População Indivíduos da mesma espécie que vivem em uma determinada área.

As populações apresentam cinco propriedades distintas que não são exibidas por indivíduos: distribuição geográfica, abundância, densidade, mudança de tamanho e composição. A *distribuição geográfica*, também conhecida como sua distribuição, é a extensão de terra ou água na qual a população vive; por exemplo, a distribuição geográfica do urso-pardo norte-americano (*Ursus arctos*) inclui o oeste do Canadá, Alasca, Montana e Wyoming. A *abundância* refere-se ao número total de indivíduos. A *densidade* de uma população refere-se ao número de indivíduos por unidade de área; por exemplo, podemos contar os ursos-pardos em uma área e determinar que há um urso/100 km^2. A *variação em tamanho* refere-se aos acréscimos e decréscimos do número de indivíduos na área. Finalmente, a *composição* descreve seu perfil em termos de gênero, idade ou genética; por exemplo, pode-se perguntar qual proporção da população de ursos-pardos é do sexo masculino *versus* feminino, ou juvenis *versus* adultos.

COMUNIDADES

No próximo nível da hierarquia ecológica, foi identificada uma **comunidade** ecológica, que é composta por todas as populações das espécies que vivem juntas em uma determinada área. As populações de uma comunidade interagem umas com as outras de várias maneiras. Algumas espécies comem outras; enquanto algumas, como as abelhas e as plantas que polinizam, têm relações cooperativas que beneficiam ambas. Esses tipos de interações influenciam o número de indivíduos em cada população. Uma comunidade pode cobrir grandes áreas, como uma floresta, ou estar contida em uma área muito pequena, como a comunidade de pequenos organismos que vivem no sistema digestório de animais, ou em uma pequenina quantidade de água alojada em uma cavidade de uma árvore. Em termos práticos, os ecólogos que estudam comunidades não pesquisam todos os organismos contidos nela. Em vez disso, eles geralmente estudam um subconjunto dos organismos da comunidade, tais como árvores, insetos ou aves, assim como as interações entre determinados grupos de organismos.

Os limites que definem uma comunidade não são sempre rígidos. Por exemplo, se fossem examinadas as espécies de plantas e animais que vivem na base de uma montanha no Colorado, seria observado que a maioria difere das espécies de plantas e animais que vivem no topo daquela montanha. Ou seja, a base e o pico parecem ter comunidades notavelmente diferentes. No entanto, se fosse necessário subir a montanha, seriam notadas algumas espécies de árvores, como os abetos-Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), que são abundantes no início de sua caminhada e então gradualmente diminuem à medida que são alcançados locais mais elevados. Outras espécies, tais como os abetos-subalpinos (*Abies lasiocarpa*), começam a tomar o seu lugar à medida que o número de abetos-Douglas se reduz. Em outras palavras, os limites das comunidades florestais superiores e inferiores não são definidos. Por essa razão, os cientistas devem frequentemente decidir sobre os limites de uma comunidade que eles desejam estudar. Por exemplo, um ecólogo pode decidir estudar a comunidade de plantas e animais em um grande rancho no deserto do Novo México, ou a comunidade de organismos aquáticos que vivem ao longo de um determinado trecho de litoral na Califórnia. Nesses casos, não há uma fronteira definida que separa a comunidade estudada da área que a rodeia.

ECOSSISTEMAS

Passamos das comunidades para os *ecossistemas*. Um **ecossistema** é composto de uma ou mais comunidades de organismos vivos que interagem com os seus ambientes físicos e químicos, que incluem água, ar, temperatura, luz solar e nutrientes. Os ecossistemas são sistemas ecológicos complexos que podem incluir milhares de espécies diferentes que vivem sob uma grande variedade de condições. Por exemplo, pode-se falar do ecossistema dos Grandes Lagos ou o das Grandes Planícies.

No nível do ecossistema, geralmente focamos a transferência de energia e matéria entre seus componentes físicos e biológicos. A maior parte da energia que flui pelos ecossistemas tem origem da luz solar e acaba por escapar da Terra como calor irradiado. Em contraste, a matéria circula dentro dos ecossistemas e entre eles. Com a exceção de lugares como as chaminés hidrotérmicas, em que a energia é adquirida pela quimiossíntese, a energia para a maioria dos ecossistemas vem do Sol e é convertida em compostos orgânicos por plantas e algas fotossintetizantes. Esses organismos podem então ser consumidos pelos *herbívoros* (animais que comem plantas) que, por sua vez, são devorados por *carnívoros* (animais que comem outros animais). Além disso, os organismos mortos e seus produtos residuais podem ser consumidos por *detritívoros*, que também podem ser consumidos por outros animais. Em todos esses casos, cada passo resulta em parte da energia, originalmente assimilada da luz solar sendo convertida em crescimento ou reprodução dos consumidores; o restante da energia é perdido para o ambiente como calor e, em última instância, irradiado de volta para o espaço.

O movimento da matéria, diferentemente do movimento da energia, ocorre, em grande parte, em ciclos dentro de um ecossistema. Ao considerar a matéria em um ecossistema, geralmente olhamos para os elementos mais comuns que os organismos usam, tais como carbono, oxigênio, hidrogênio, nitrogênio e fósforo. Esses elementos compreendem uma grande porção dos compostos mais importantes para os organismos vivos e incluem água, carboidratos, proteínas e DNA. Esses elementos podem ser obtidos de muitos lugares diferentes ou *fontes*, na Terra, incluindo os organismos vivos; e, na atmosfera, na água e nas rochas. O movimento desses elementos entre essas fontes é conhecido como *fluxo* de matéria; por exemplo, muitos nutrientes que estão no solo são absorvidos pelas plantas, e estas são consumidas pelos animais. Os nutrientes existem nos tecidos de um animal, e muitos liberam resíduos como excretas. Quando o animal morre, os nutrientes nos seus tecidos são devolvidos ao solo, completando assim o ciclo dos nutrientes.

Comunidade Todas as populações das espécies que vivem juntas em uma determinada área.

Ecossistema Uma ou mais comunidades de organismos vivos que interagem com seus ambientes físicos e químicos.

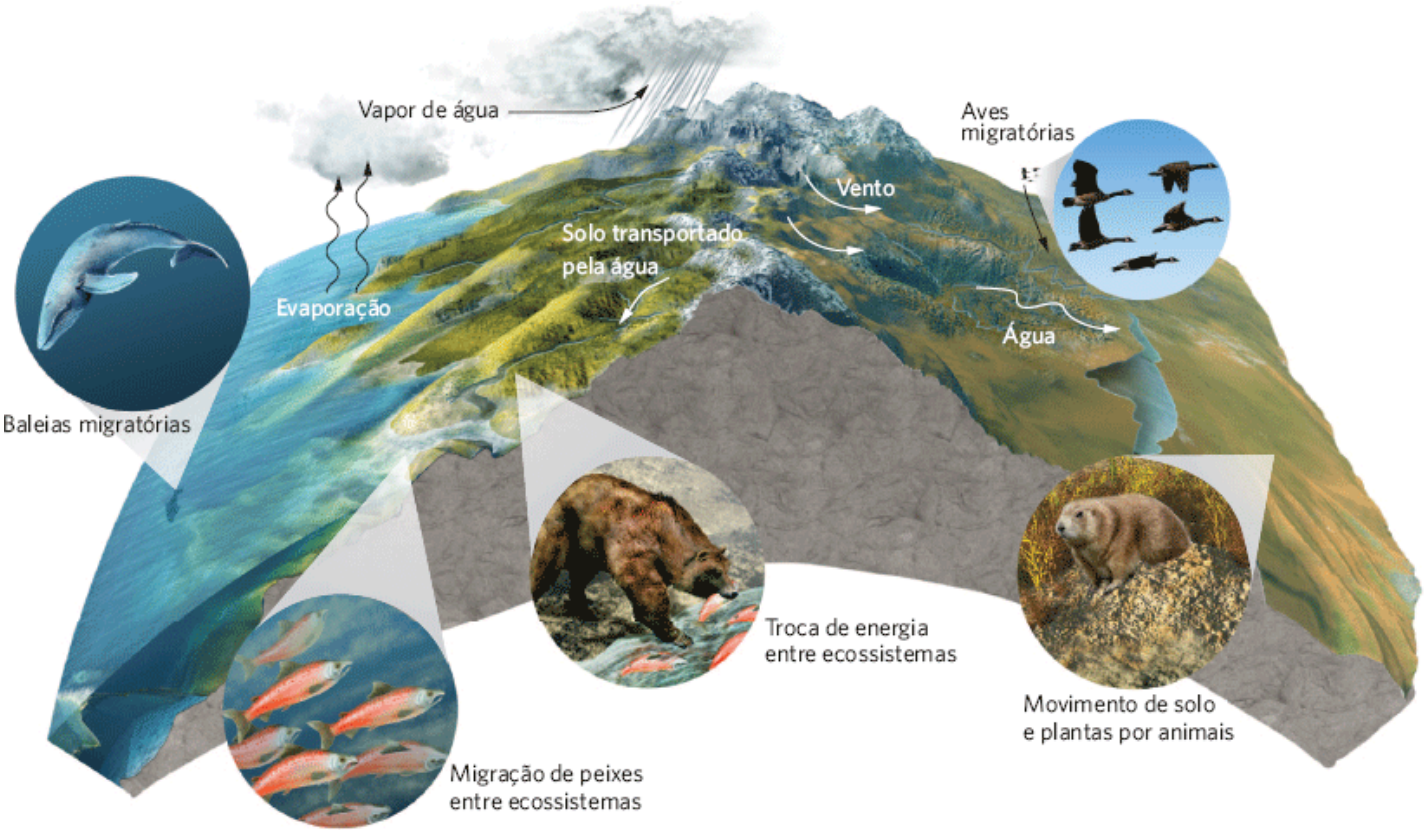


Figura 1.2 Biosfera. A biosfera consiste em todos os ecossistemas da Terra, que estão ligados entre si pelos movimentos do ar, da água e dos organismos.

Os limites dos ecossistemas, como os das populações e comunidades, frequentemente não são definidos. Os cientistas geralmente identificam os ecossistemas pelo seu isolamento relativo com relação aos fluxos de energia e materiais; contudo, na realidade, poucos ecossistemas são completamente isolados. Até mesmo os ecossistemas aquáticos e terrestres trocam matéria e energia pelo escoamento da terra e pela captura de organismos aquáticos pelos consumidores terrestres, como quando os ursos capturam salmões em suas corridas de desova rio acima.

BIOSFERA

No nível mais alto da hierarquia ecológica está a **biosfera**, que inclui todos os ecossistemas da Terra. Como a Figura 1.2 ilustra, ecossistemas distantes estão conectados por trocas de energia e nutrientes transportados pelas correntes de vento e da água, e pelos movimentos de organismos como baleias, aves e peixes migratórios. Esses movimentos conectam os ecossistemas terrestre, de água doce e marinho por meio do movimento de solo, nutrientes e organismos.

A biosfera é o sistema ecológico de última instância. Todas as transformações da biosfera são internas, com duas exceções: a energia que entra a partir do Sol e a energia que é perdida para o espaço. A biosfera mantém praticamente todos os materiais que já dispõe, e retém todos os resíduos que são produzidos.

ESTUDO DA ECOLOGIA EM DIFERENTES NÍVEISDE ORGANIZAÇÃO

Cada nível na hierarquia dos sistemas ecológicos distingue-se por estruturas e processos exclusivos. Em consequência, os ecólogos têm desenvolvido abordagens diferentes para explorar esses níveis e responder às perguntas que surgem. As cinco abordagens para estudar a ecologia combinam os diferentes níveis de hierarquia: *indivíduo, população, comunidade, ecossistema* e *biosfera*.

A **abordagem de indivíduo** na ecologia enfatiza a maneira como a morfologia (o tamanho e o formato do seu corpo), a fisiologia e o comportamento de um indivíduo o capacitam para que possa sobreviver em seu ambiente. Essa abordagem também procura entender por que um organismo vive em alguns ambientes, mas não em outros. Por exemplo, um ecólogo que estuda plantas no nível de organismo poderia perguntar por que as árvores são dominantes em ambientes quentes e úmidos, enquanto arbustos com folhas duras e pequenas são dominantes em ambientes com invernos frios e úmidos e verões quentes e secos.

Biosfera Todos os ecossistemas da Terra.

Abordagem de indivíduo Uma abordagem à ecologia que enfatiza a maneira como a morfologia, a fisiologia e o comportamento de um indivíduo o habilitam para sobreviver em seu ambiente.

Muitas vezes, os ecólogos que usam a abordagem de indivíduo estão interessados nas **adaptações** – as características de um organismo que o tornam bem adaptado ao seu ambiente. Por exemplo, os animais do deserto têm uma função renal aprimorada, o que os ajuda a conservar a água. A coloração críptica de muitos animais os ajuda a evitar a detecção por predadores. As flores apresentam formatos e perfumes para atrair certos tipos de polinizadores. As adaptações são o resultado da mudança evolutiva através do processo de *seleção natural*, o qual será considerado mais adiante neste capítulo.

A **abordagem de população** na ecologia examina a variação no tempo e no espaço no número, na densidade, e na composição dos indivíduos, o que inclui a razão sexual, a distribuição dos indivíduos entre as diferentes classes etárias, e a composição genética de uma população. As mudanças no número ou densidade de indivíduos podem refletir o equilíbrio entre nascimentos e mortes em uma população, assim como na imigração e emigração dos indivíduos de uma população local. Isso pode ser influenciado por diversos fatores, incluindo as interações com outras espécies e as condições físicas do ambiente, tais como a temperatura ou a disponibilidade de água. No processo de evolução, as mutações genéticas podem alterar as taxas de natalidade e mortalidade; tipos de indivíduos geneticamente distintos podem tornar-se comuns em uma população e a constituição genética total da população pode mudar. Como outras espécies poderiam servir como alimento, patógenos ou predadores, as interações entre as espécies também podem influenciar nascimentos e mortes de indivíduos em uma população.

A **abordagem de comunidade** na ecologia tem interesse na compreensão da diversidade e abundância relativa de diferentes tipos de organismos que vivem juntos em um mesmo lugar. Tal abordagem focaliza as interações entre as populações, que podem promover ou limitar a coexistência de espécies (Figura 1.3). Por exemplo, no estudo das planícies do Serengeti da África, um ecólogo que trabalha com base na abordagem de comunidades poderia perguntar como a presença de zebras, que consomem gramíneas, poderia afetar a abundância de outras espécies, tais como gazelas, que também consomem as gramíneas.

A **abordagem de ecossistema** na ecologia descreve o armazenamento e a transferência de energia e matéria, incluindo os vários elementos químicos essenciais à vida, tais como oxigênio, carbono, nitrogênio, fósforo e enxofre. Essas transferências de energia e matéria ocorrem por meio das atividades de organismos e pelas transformações físicas e químicas presentes no solo, atmosfera e água.

A **abordagem de biosfera** na ecologia se preocupa com a maior escala na hierarquia dos sistemas ecológicos. Essa abordagem trabalha com os movimentos do ar e da água – e a energia e os elementos químicos que eles contêm – em toda a superfície da Terra. As correntes oceânicas e os ventos transportam o calor e a umidade que definem os climas em cada

local na Terra, os quais, por sua vez, governam as distribuições dos organismos, a dinâmica das populações, a composição das comunidades e a produtividade dos ecossistemas.

Figura 1.3 Abordagem de comunidade na ecologia. Os ecólogos que usam a abordagem de comunidade estudam as interações entre plantas e animais que vivem juntos. Por exemplo, em uma planície africana, os ecólogos poderiam questionar como os guepardos afetam a abundância das gazelas e como estas afetam a abundância das plantas que consomem. (Fotografia de Michel e Christine Denis-Huot/Photo Researchers, Inc.)

Descrevemos essas cinco abordagens de maneiras distintas. No entanto, a maioria dos ecólogos emprega abordagens múltiplas para estudar o mundo natural. Um cientista que pretende entender como um ecossistema responderá a uma seca, por exemplo, provavelmente vai querer saber como cada planta e animal responde à falta de água, como essas respostas individuais afetam as populações de plantas e animais, como uma mudança nas populações poderia afetar as interações entre as espécies e como uma alteração nas interações das espécies poderia afetar uma mudança no fluxo de energia e de matéria.

Adaptação Uma característica de um organismo que o torna bem adaptado ao seu ambiente.

Abordagem de população Uma abordagem na ecologia que enfatiza a variação no espaço e no tempo no número, na densidade e na composição dos indivíduos.

Abordagem de comunidade Uma abordagem na ecologia que enfatiza a diversidade e a abundância relativa de diferentes tipos de organismos que vivem juntos em um mesmo lugar.

Abordagem de ecossistema Uma abordagem na ecologia que enfatiza o armazenamento e a transferência de energia e matéria, incluindo os vários elementos químicos essenciais à vida.

Abordagem de biosfera Uma abordagem na ecologia que se preocupa com a maior escala na hierarquia dos sistemas ecológicos, incluindo os movimentos do ar e da água – e a energia e os elementos químicos que eles contêm – na superfície da Terra.

Os sistemas ecológicos são governados por princípios físicos e biológicos

Embora os sistemas ecológicos sejam complexos, eles são regidos por alguns poucos princípios básicos. A vida se constrói nas propriedades físicas e reações químicas da matéria. A difusão de oxigênio através de superfícies do corpo, as taxas de reações químicas, a resistência dos vasos ao fluxo de fluidos e a transmissão de impulsos nervosos obedecem às leis da termodinâmica. Dentro dessas limitações, a vida pode buscar muitas opções, e tem feito isso com inovação surpreendente. Nesta seção, serão brevemente revistos os três grandes princípios biológicos ensinados no curso introdutório de biologia: *conservação da matéria e da energia, estados de equilíbrio dinâmico* e *evolução*.

CONSERVAÇÃO DA MATÉRIA E ENERGIA

A **lei da conservação da matéria** estabelece que esta não pode ser criada ou destruída, apenas mudar de forma. Por exemplo, enquanto você dirige um carro, a gasolina é queimada no motor; a quantidade de combustível no tanque diminui,

mas você não está destruindo a matéria. As moléculas que compõem a gasolina são convertidas em novas formas, incluindo monóxido de carbono (CO), dióxido de carbono (CO_2) e água (H_2O).

Outro princípio biológico importante, a **primeira lei da termodinâmica** (também conhecida como a **lei da conservação de energia**) estabelece que energia não pode ser criada ou destruída. Assim como a matéria, a energia somente pode ser convertida em diferentes formas. Os organismos vivos devem constantemente obter energia para crescer, manter seus corpos e substituir a energia perdida em forma de calor.

A lei da conservação da matéria e a primeira lei da termodinâmica implicam que os ecólogos podem rastrear o movimento de matéria e energia à medida que elas são convertidas em novas formas por meio de organismos, populações, comunidades, ecossistemas e biosfera. Em todos os níveis de organização, devemos ser capazes de determinar a quantidade de matéria que entra no sistema e levar em conta o seu movimento. Por exemplo, considere um campo cheio de bovinos (*Bos taurus*) que come as gramíneas. No nível do organismo, podemos determinar quanta energia cada animal consome e, então, calcular a proporção dessa energia que é convertida em crescimento de seu corpo, manutenção de sua fisiologia e rejeitos. No nível de população, é possível calcular a quantidade de energia que todo o rebanho de gado consome por comer gramíneas. No nível da comunidade, podemos avaliar quanta energia cada espécie de gramínea cria via fotossíntese e quanto dessa energia é passada para o gado e outras espécies de herbívoros (p. ex., coelhos) que poderiam coexistir com o gado. No nível do ecossistema, podemos estimar como alguns elementos (p. ex., carbono) fluem das gramíneas para os herbívoros (bovinos e coelhos) e então para os predadores. Podemos então rastrear como as gramíneas mortas, os produtos residuais de herbívoros e predadores, e os herbívoros e predadores mortos se decompõem e retornam ao solo.

ESTADOS DE EQUILÍBRIO DINÂMICO

Embora a matéria e a energia não possam ser criadas ou destruídas, os sistemas ecológicos trocam matéria e energia de maneira contínua com seu ambiente. Quando os ganhos e perdas estão em equilíbrio, os sistemas ecológicos ficam inalterados e é possível afirmar que o sistema está em um **estado de equilíbrio dinâmico**. Por exemplo, as aves e os mamíferos perdem continuamente calor em um ambiente frio. No entanto, esta perda é equilibrada pelo ganho de calor a partir do metabolismo de alimentos; então, a temperatura do corpo do animal se mantém constante. Da mesma maneira, as proteínas do nosso corpo são constantemente quebradas e substituídas por novas proteínas recém-sintetizadas; por essa razão, a nossa aparência permanece relativamente inalterada.

O princípio do estado de equilíbrio dinâmico aplica-se a todos os níveis de organização ecológica, como ilustrado na Figura 1.4. Para cada indivíduo, o alimento e a energia assimilados devem equilibrar o gasto de energia e a quebra metabólica dos tecidos. A população aumenta com nascimentos e imigração, e diminui com morte e emigração. No nível da comunidade, o número de espécies que vivem nelas diminui quando uma espécie se extingue, e aumenta quando uma nova espécie coloniza a área. Os ecossistemas e a biosfera recebem a energia do Sol, e esse ganho é compensado pela energia do calor irradiado pela Terra de volta para o espaço. Uma das questões mais importantes para os ecólogos é o modo como os estados de equilíbrio dos sistemas ecológicos são mantidos e regulados. Essa questão será retomada com frequência ao longo deste livro.

Uma compreensão de estados de equilíbrio dinâmico ajuda a fornecer *insights* relacionados com as entradas e saídas de sistemas ecológicos. Naturalmente, os sistemas ecológicos também mudam. Os organismos crescem, as populações variam em abundância, e campos abandonados se transformam em florestas. No entanto, todos os sistemas ecológicos têm mecanismos que tendem a manter um estado de equilíbrio dinâmico.

EVOLUÇÃO

Embora a matéria e a energia não possam ser criadas ou destruídas, o que os sistemas vivos fazem com elas é tão variável quanto todas as formas de organismos que já existiram na Terra. Para entender a variação nos organismos – a diversidade da vida – voltamo-nos para o conceito de *evolução*.

Lei da conservação da matéria A matéria não pode ser criada ou destruída, somente mudar de forma.

Primeira lei da termodinâmica A energia não pode ser criada ou destruída, somente pode mudar de forma. Também conhecida como Lei da conservação de energia.

Estado de equilíbrio dinâmico Quando os ganhos e perdas dos sistemas ecológicos estão em equilíbrio.

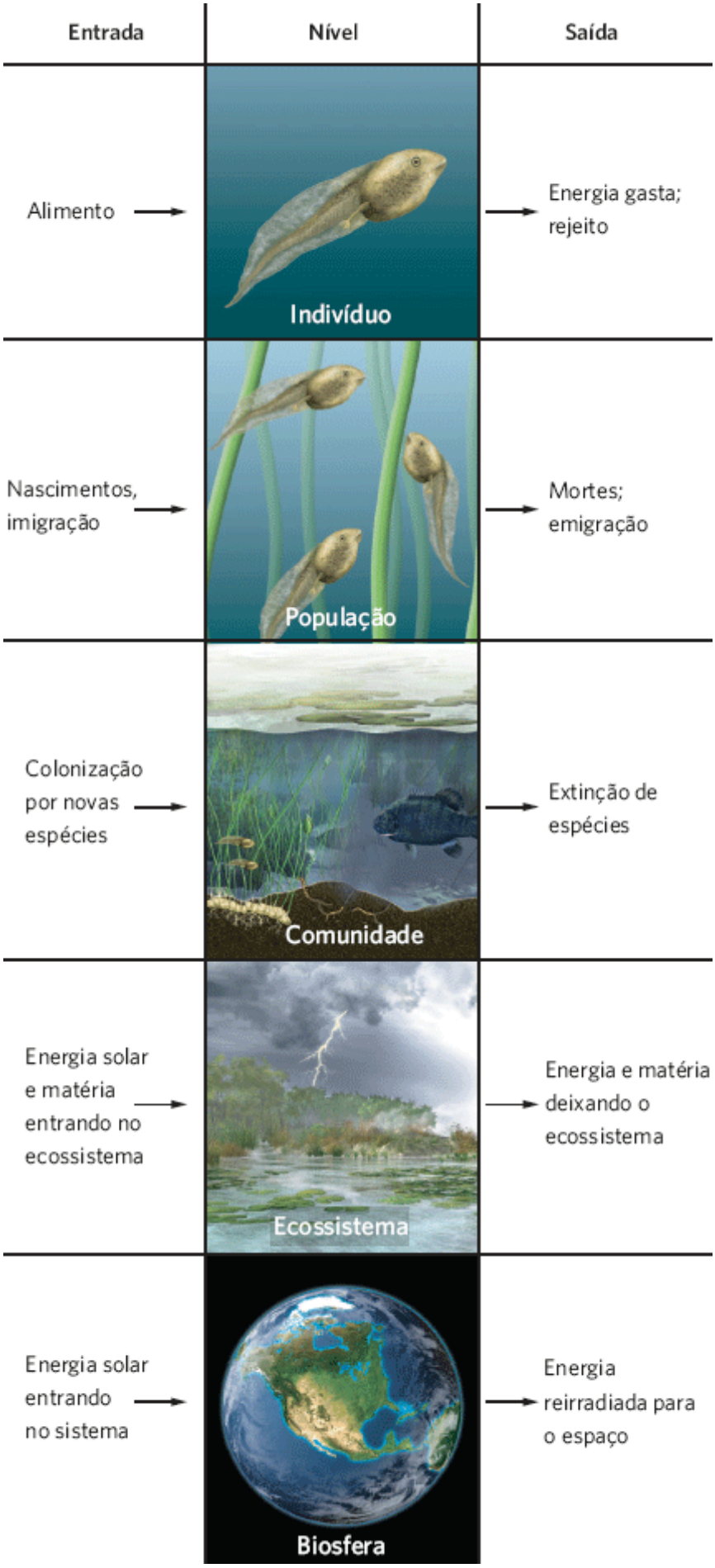


Figura 1.4 Estados de equilíbrio dinâmico. As entradas para os sistemas devem igualar as saídas em todos os níveis de organização.

Em um organismo, um atributo como o seu comportamento, morfologia ou fisiologia, constitui o seu **fenótipo**. Este é determinado pela interação do **genótipo** do organismo, ou o conjunto de genes que transporta, com o ambiente no qual vive. Por exemplo, sua altura é um fenótipo determinado pelos seus genes e nutrientes recebidos no ambiente em que foi criado.

Ao longo da história da vida na Terra, os fenótipos dos organismos vêm mudando e se diversificando dramaticamente. Esse é o processo da **evolução**, uma mudança na composição genética de uma população através do tempo. A evolução pode acontecer por meio de diversos processos diferentes, os quais serão discutidos em detalhes em capítulos posteriores. Talvez o processo mais conhecido seja a evolução pela **seleção natural**, que é uma mudança na frequência de genes em uma população por meio de sobrevivência diferencial e reprodução dos indivíduos que apresentam certos fenótipos. Como realçado por Charles Darwin, em seu livro *A origem das espécies*, a evolução pela seleção natural depende de três condições:

1. Organismos individuais variam em seus atributos.

2. Os atributos parentais são herdados por seus descendentes.

3. A variação nos atributos faz com que alguns indivíduos experimentem maior **aptidão**, que é definida como sua sobrevivência e reprodução.

Quando há essas três condições, um indivíduo com maior índice de sobrevivência e sucesso reprodutivo passará mais cópias de seus genes para a próxima geração. Ao longo do tempo, a composição genética de uma população muda à medida que os fenótipos mais bem-sucedidos se tornam predominantes. Em consequência, a população torna-se mais adaptada para as condições ambientais circundantes. Os fenótipos que são bem adaptados aos seus ambientes e, por sua vez, conferem maior aptidão, são conhecidos como adaptações. Considere o exemplo da Figura 1.5, em que alguns indivíduos em uma população de lagartas são coloridos de tal maneira, que se confundem com o meio circundante e assim escapam dos predadores, enquanto outros indivíduos não são. Caso a cor seja herdada, a população será, ao longo do tempo, constituída de uma proporção cada vez maior de lagartas que se confundem com o seu ambiente.

As espécies não evoluem em isolamento. A evolução em uma espécie abre novas possibilidades para mudanças evolutivas, tanto na espécie que está evoluindo quanto nas outras que interagem com ela. Por exemplo, as lagartas da borboleta monarca (*Danaus plexippus*) desenvolveram a capacidade de comer as folhas das asclépias (*milkweeds*), que são tóxicas para as lagartas de outras espécies. Além de tolerarem esses compostos tóxicos, as lagartas das borboletas monarca também os absorvem em seus corpos e utilizam sua toxicidade para se defender, tanto como larvas quanto como adultos, contra aves predadoras. Tanto as larvas quanto os adultos desenvolveram uma notável coloração de advertência para anunciar a sua toxicidade. Após as espécies de lagartas desenvolverem essas habilidades defensivas, as aves predadoras desenvolveram uma nova capacidade de discernir entre lagartas e borboletas tóxicas das comestíveis.

Fenótipo Atributos de um organismo, tais como comportamento, morfologia, ou fisiologia.

Genótipo Conjunto de genes que um organismo carrega.

Evolução Mudança na composição genética de uma população ao longo do tempo.

Seleção natural Alteração na frequência de genes em uma população por meio de sobrevivência diferencial e reprodução de indivíduos que apresentam certos fenótipos.

Aptidão Sobrevivência e reprodução de um indivíduo.

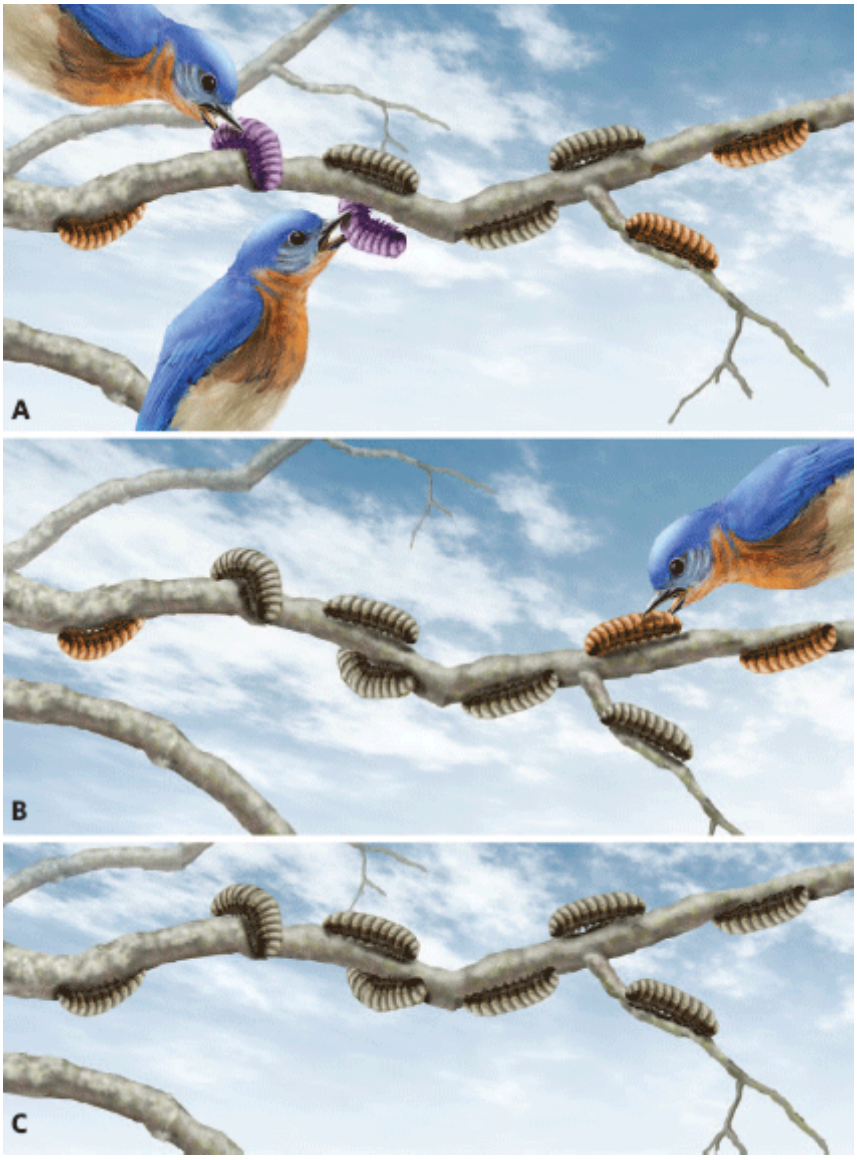


Figura 1.5 Evolução pela seleção natural. Neste exemplo, a população de lagartas é inicialmente bastante variável na coloração (**A**). Indivíduos que melhor se confundem com os galhos são menos óbvios à predação por aves que buscam alimento e, portanto, têm mais chances de sobreviver. Se a cor for herdada geneticamente, a próxima geração (**B**). da população de lagartas será mais adaptada para se parecer com os galhos. Como a seleção natural continua ao longo de muitas gerações, a cor da população de lagartas irá corresponder à coloração dos galhos (**C**). Nesta fase, a cor da lagarta representa uma adaptação contra predadores.

A complexidade das comunidades ecológicas e de ecossistemas tem como base e é promovida pela complexidade existente. Os ecólogos tentam entender a maneira como esses sistemas ecológicos complexos surgiram e seu funcionamento em seus ambientes.

Diferentes organismos desempenham diversos papéis nos sistemas ecológicos

Transformações da matéria e da energia nos sistemas ecológicos são realizadas por pequenas e grandes formas de vida. Esses organismos diferentes podem desempenhar papéis únicos nos sistemas ecológicos. Nesta seção, examinaremos como os organismos interagem entre si e com o ambiente. Verificaremos a maneira que os ecólogos classificam as espécies com base no modo como obtêm sua energia e como interagem com outras espécies; serão descritos os grandes grupos de organismos que evoluíram e os diversos papéis ecológicos encontrados em cada grupo; e os conceitos de *habitat* e *nicho* serão examinados.

PADRÕES GERAIS DE EVOLUÇÃO

No início da história da Terra, os ecossistemas eram dominados por bactérias. A evolução desses grupos antigos ainda é debatida por cientistas, mas a principal hipótese, ilustrada na Figura 1.6, é que as bactérias são o grupo mais antigo de organismos. Ao longo do tempo, as bactérias deram origem às arqueias. Tanto as bactérias quanto as arqueias são organismos *procariotas*, unicelulares, que não contêm organelas celulares distintas, tais como um núcleo. Esses eventos evolutivos provavelmente aconteceram no oceano e podem ter ocorrido perto das chaminés hidrotérmicas, sobre as quais

discutimos na abertura deste capítulo. Sendo assim, pode também ser o caso de que as primeiras bactérias utilizaram a quimiossíntese e esta, mais tarde, deu origem à evolução da fotossíntese.

Ao longo do tempo, surgiram os organismos *eucariotas*, os quais apresentam organelas celulares distintas. O evento-chave na evolução dos eucariotas ocorreu quando uma bactéria assimilou outra. A bactéria assimilada tornou-se o que hoje conhecemos como *mitocôndria*, uma organela importante para a respiração celular nos organismos eucariotas. Posteriormente, esse ancestral deu origem a todos os organismos modernos que contêm mitocôndrias, incluindo algas vermelhas, algas verdes, plantas, fungos e animais. À medida que a evolução dos eucariotas progrediu, houve um segundo evento-chave. Uma célula eucariota assimilou uma bactéria que era capaz de realizar fotossíntese, e a bactéria assimilada evoluiu para o que hoje conhecemos como cloroplasto. Mais tarde, o grupo de organismos eucariotas que continham cloroplastos deu origem às modernas algas vermelhas, algas verdes e plantas. As espécies que não continham cloroplastos deram origem a fungos e animais dos dias atuais.

As bactérias também modificaram a biosfera, tornando-a possível para que haja outras formas de vida. Por exemplo, as bactérias fotossintéticas que estavam presentes há mais de 3 bilhões de anos produziram oxigênio como subproduto da fotossíntese. As maiores concentrações de oxigênio na atmosfera e oceanos favoreceram a evolução das formas de vida adicionais que consumiam oxigênio, como as plantas e animais. Apesar de todas essas mudanças, as bactérias têm persistido até o presente. Como veremos, suas capacidades bioquímicas únicas possibilitam a elas consumir recursos, que seus descendentes mais complexos não podem usar, e tolerar condições ecológicas que estão além das capacidades dos outros organismos.

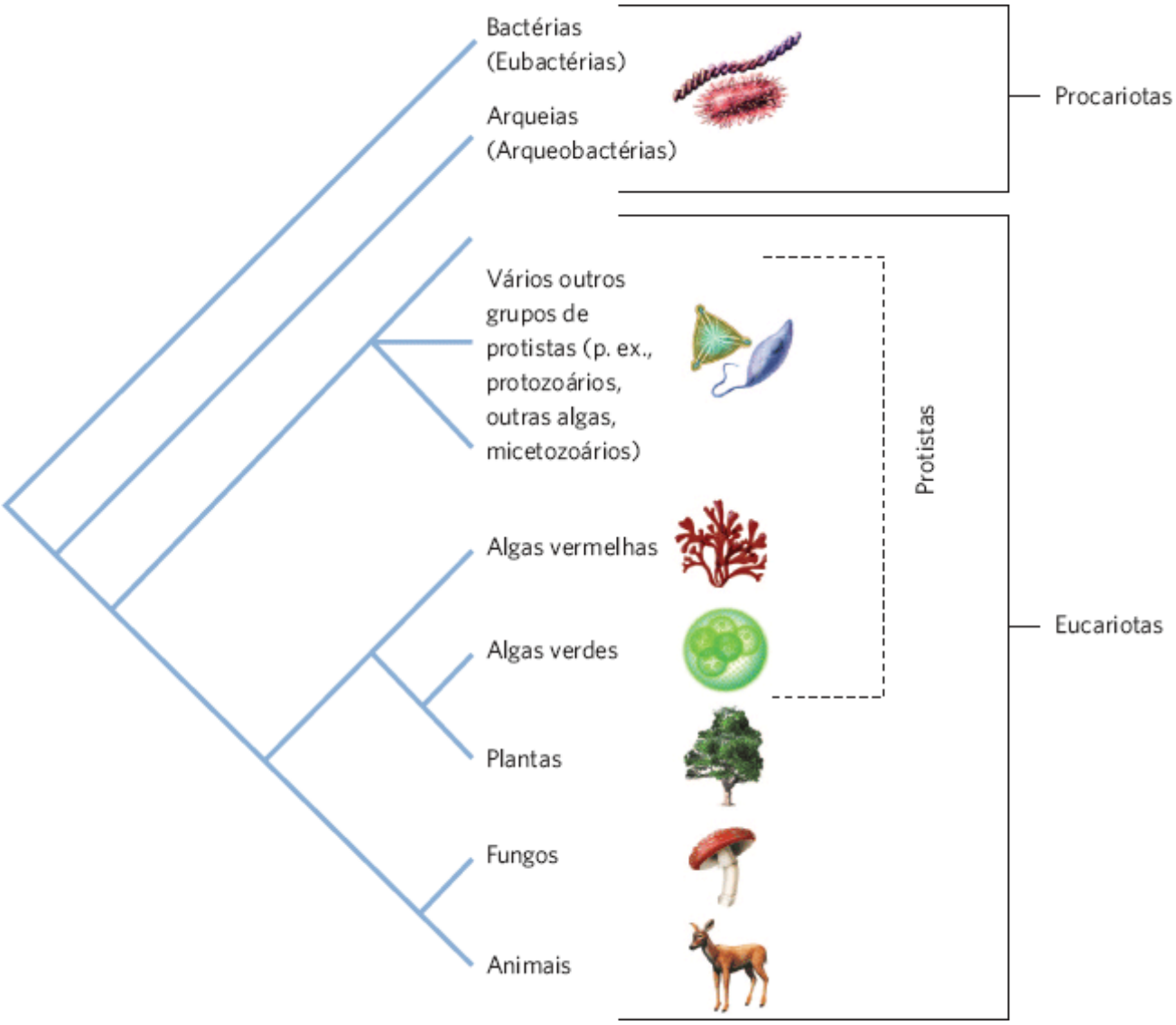


Figura 1.6 Evolução da vida na Terra. As bactérias são as mais antigas formas de vida na Terra. Uma espécie bacteriana, ao ser assimilada por outra, levou ao surgimento dos eucariotas contendo organelas celulares como as mitocôndrias e os cloroplastos.

Os ecossistemas dependem das atividades de muitas formas de vida. Cada grande grupo desempenha um papel único e necessário na biosfera. A seguir, serão brevemente revistos os grandes grupos de organismos, incluindo bactérias, protistas, plantas, fungos e animais.

Bactéria

Embora as bactérias sejam minúsculas, sua enorme gama de capacidades metabólicas possibilita que elas realizem muitas transformações bioquímicas únicas e ocupem partes da biosfera em que as plantas, os animais, os fungos e a maioria dos protistas não podem sobreviver. Algumas bactérias podem assimilar o nitrogênio molecular (N_2) da atmosfera que utilizam para sintetizar proteínas e ácidos nucleicos. Outras espécies de bactérias, como as que vivem em chaminés hidrotérmicas no solo oceânico, podem usar compostos inorgânicos como o sulfeto de hidrogênio (H_2S) como fontes de energia na quimiossíntese. Além disso, muitas bactérias podem viver em condições anaeróbicas (nas quais não há oxigênio livre) como em solos e sedimentos pantanosos, em que suas atividades metabólicas liberam nutrientes que podem ser absorvidos pelas plantas. Finalmente, algumas bactérias, incluindo as cianobactérias (coloquialmente conhecidas como algas azuis), podem realizar a fotossíntese. As cianobactérias são responsáveis por uma grande fração da fotossíntese que ocorre nos ecossistemas aquáticos. Quando corpos de água contêm quantidades elevadas de nutrientes, as cianobactérias podem formar densas populações que fazem a água ficar verde, um evento conhecido como ***bloom* de algas** (Figura 1.7). Mais adiante, teremos muito mais a ser abordado sobre o papel especial de bactérias nos ecossistemas.

Protistas

Os protistas são um grupo muito diversificado, composto, em sua maioria, de organismos eucariotas unicelulares, incluindo as algas, os micetozoários e os protozoários. Esta variedade desconcertante de protistas preenche quase todos os papéis ecológicos. Por exemplo, as algas são os organismos fotossintetizantes primários na maioria dos ecossistemas aquáticos. Algumas algas podem formar grandes estruturas semelhantes a plantas, como a alga conhecida como *kelp*, que pode crescer até 100 m de comprimento. Devido ao seu grande tamanho, as regiões do oceano com grandes quantidades de *kelps*, como o mostrado na Figura 1.8, são chamadas de florestas de *kelps*. Embora as *kelps* possam parecer plantas grandes, a organização real dos tecidos da *kelp* é estruturalmente menos complexa que a das árvores e outras plantas.

Bloom de algas Um rápido aumento no crescimento de algas em ambientes aquáticos, normalmente devido a um afluxo de nutrientes.

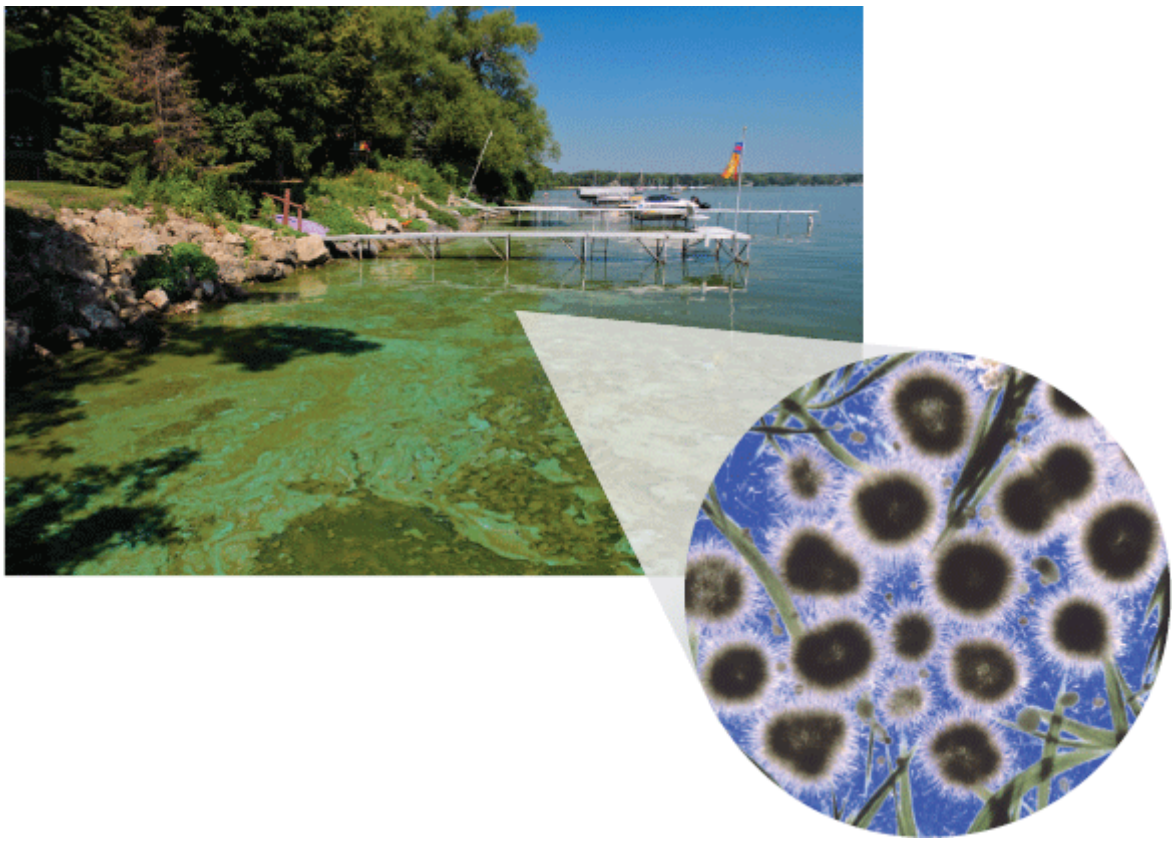


Figura 1.7 Cianobactérias. Também conhecidas como algas azuis, as cianobactérias são bactérias capazes de realizar a fotossíntese. Estes organismos podem crescer rapidamente em condições altamente férteis, produzindo grandes tapetes flutuantes na água, que podem ser tóxicos para os animais, como ilustrado nesta fotografia do Lago de Mendota, Wisconsin. (Fotografias por Lee Wilcox [superior] e MI [Spike] Walker/Alamy [no detalhe].)

Outros protistas não são fotossintetizantes. Os foraminíferos e os radiolários são protistas que se alimentam de pequenas partículas de matéria orgânica ou absorvem pequenas moléculas orgânicas dissolvidas. Alguns dos protozoários

ciliados são predadores efetivos de outros microrganismos. Muitos protistas vivem nas vísceras ou em outros tecidos de um organismo hospedeiro, aos quais podem ser úteis ou causar danos. Por exemplo, os cupins são um tipo de inseto que consome grandes quantidades de celulose. A celulose é uma substância de digestão muito difícil para animais, mas o cupim tem uma comunidade de protistas (assim como bactérias) em seu intestino, que são muito efetivos para quebrar as moléculas de celulose. Alguns dos protistas nocivos mais conhecidos incluem o *Plasmodium*, que causa a malária em humanos, e o *Trypanosoma brucei*, que causa a doença do sono.

Figura 1.8 Florestas de kelp. Embora a maioria dos protistas seja muito pequena, alguns como as algas marinhas podem crescer muito e parecer com grandes plantas. Esta floresta de *kelp* está localizada ao largo da costa do sul da Califórnia. (Fotografia de Mark Conlin/Imagem da Quest Marine.)

Plantas

As plantas são bem conhecidas pelo seu papel no uso da energia do Sol para sintetizar moléculas orgânicas a partir de CO_2 e da água. Na terra, a maioria das plantas têm estruturas com grandes superfícies expostas – suas folhas – para captar energia da luz do Sol (Figura 1.9A). As folhas são delgadas porque a área de superfície é mais importante que a espessura da folha para captar a energia da luz. Para obter o carbono, as plantas terrestres absorvem CO_2 gasoso da atmosfera. Ao mesmo tempo, elas perdem grandes quantidades de água por evaporação de seus tecidos foliares para a atmosfera. Assim, as plantas precisam de um fornecimento constante de água para repor a água perdida durante a fotossíntese. A maioria das plantas está firmemente enraizada no solo e em contato constante com a água contida nele. Outras, incluindo as orquídeas e diversas "plantas aéreas" tropicais (conhecidas como *epífitas*), normalmente crescem, prendendo-se a outras plantas – geralmente os troncos das árvores –, e podem fotossintetizar em ambientes úmidos que são tocados por nuvens (Figura 1.9B).

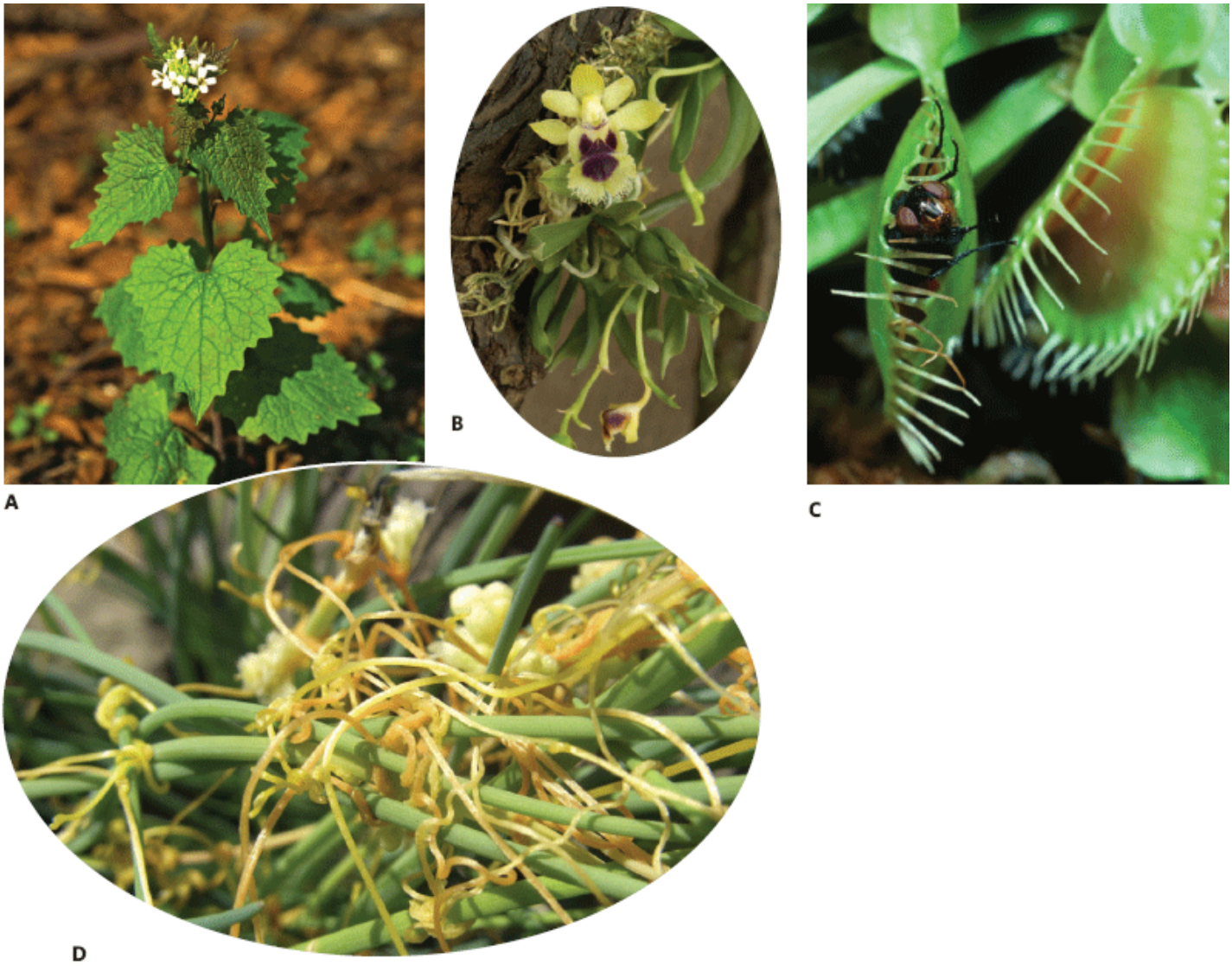


Figura 1.9 Plantas. As plantas podem desempenhar vários papéis em um ecossistema. **A.** A maioria das plantas, como esta mostarda aliácea (*Alliaria petiolata*), está enraizada no solo e sintetiza compostos orgânicos por meio da fotossíntese. **B.** As epífitas, como esta *Haraella odorata*, também realizam fotossíntese, mas se desenvolvem acima do solo e crescem sobre outras plantas. **C.** As plantas carnívoras, como esta dioneia (*Dionaea muscipula*), tanto podem realizar fotossíntese quanto obter nutrientes prendendo e digerindo invertebrados. **D.** Algumas plantas, como o cipó-chumbo, atuam como parasitas, obtendo nutrientes a partir de outras plantas. (Fotografias de (A) Zoonar/lothar Hinz/arquivo pessoal; (B) Kriz Petr/arquivo pessoal; (C) Zigmund Leszczynski/Animals – Cenas de animais da Terra; e (D) Um Jagel/arquivo pessoal.)

Embora normalmente entendemos plantas como organismos que obtêm sua energia da luz solar, elas também podem obter energia por outros meios. Por exemplo, vários grupos de plantas evoluíram para ser simultaneamente fotossintetizantes e carnívoros. Estas plantas incluem a dioneia (*Dionaea muscipula*), várias espécies de dróseras e de "plantas-tanque" (*pitcher plants*) (Figura 1.9C). Muitaz vezes, elas vivem em locais com baixos índices de nutrientes, de modo que os invertebrados capturados e consumidos fornecem uma fonte adicional de nutrientes e energia. Além disso, mais de 400 espécies de plantas – incluindo mais de 200 espécies de orquídeas – não dispõem de clorofila e, portanto, não podem realizar fotossíntese para obter energia. Os cientistas pensavam que essas plantas agiam como decompositores e obtinham seu carbono orgânico a partir de matéria orgânica morta, mas agora sabe-se que muitas dessas plantas, na verdade, agem como parasitas de fungos, que são os reais decompositores no ecossistema. Essas plantas parasitas obtêm a maioria de seu carbono orgânico dos fungos. Outras plantas, como o cipó-chumbo, têm pouca clorofila e nenhuma raiz (Figura 1.9D). Em vez disso, as plantas visgosas – também conhecidas como *Cuscuta* – se enroscam em torno de outras plantas, penetram seus tecidos e sugam a água, os nutrientes e os produtos da fotossíntese. O cipó-chumbo é uma praga grave para muitas culturas agrícolas.

Fungos

Os fungos assumem papéis únicos na biosfera por conta de sua forma de crescimento distinta. Com exceção de leveduras unicelulares e seus parentes, os fungos – assim como plantas e animais – são multicelulares. A maioria dos organismos fúngicos consiste em estruturas filamentosas chamadas hifas, que têm somente uma única célula de diâmetro. Essas hifas tanto podem formar uma rede frouxa, que pode invadir os tecidos vegetais ou animais ou folhas mortas e madeira na

superfície do solo, ou crescer agregadas em estruturas reprodutivas, como cogumelos (Figura 1.10). Como as hifas fúngicas são capazes de penetrar profundamente nos tecidos, elas prontamente decompõem material vegetal morto, que vem a formar os nutrientes disponíveis para outros organismos. Os fungos digerem seus alimentos externamente e secretam ácidos e enzimas em suas imediações. Esse tipo de digestão possibilita aos fungos decompor organismos mortos e dissolver os nutrientes minerais do solo.

Figura 1.10 Fungos. Os cogumelos produzidos por este fungo (*Hypholoma fasciculare*) na Bélgica são corpos de frutificação de massas de filamentos de hifas invisíveis e muito maiores, que penetram a madeira e a serapilheira em decomposição. Os fungos são decompositores efetivos. (Fotografias de Philippe Clement/naturepl.com [superior] e Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. [inserção].)

Embora a maioria dos fungos funcione como decompositores, eles podem interagir com outras espécies em ambos os papéis positivos e negativos. Muitos fungos vivem em relações mutualísticas com as plantas, e vivem dentro ou em torno das raízes das plantas. Usando sua extensa rede de hifas, os fungos obtêm nutrientes escassos do solo circundante e os fornecem para a planta; em troca, a planta fornece os produtos da fotossíntese. Outros fungos, no entanto, podem atuar como patógenos. Várias espécies proximamente aparentadas de fungos causam a doença do olmo-holandês, o que provocou a morte generalizada de várias espécies de árvores de olmo em toda a América do Norte e Europa durante os últimos 100 anos. Fungos patogênicos também são um grande problema para muitas culturas, incluindo batata, trigo e arroz.

Animais

Os animais desempenham uma grande variedade de papéis como consumidores nos sistemas ecológicos. Alguns animais (p. ex., elefantes, gazelas e ratos) comem plantas; outros (p. ex., leões-da-montanha, cascavéis e sapos) comem outros animais. Os carrapatos, os piolhos e as tênias são animais que vivem sobre ou dentro de outros organismos. Finalmente, animais como moscas, abelhas, borboletas, mariposas e morcegos podem servir como importantes polinizadores de plantas e dispersores de sementes.

CLASSIFICANDO ESPÉCIES COM BASE EM FONTESDE ENERGIA

Os ecólogos geralmente classificam os organismos de acordo com a forma como eles obtêm energia, como ilustrado na Figura 1.11. Os organismos que usam a fotossíntese para converter a energia solar em compostos orgânicos ou que utilizam a quimiossíntese para converter energia química em compostos orgânicos são conhecidos como **produtores** ou **autótrofos**. Os organismos que obtêm sua energia de outros organismos são conhecidos como **consumidores** ou **heterótrofos**. Há muitos tipos diferentes de heterótrofos; alguns consomem plantas; outros, animais e, alguns, matéria orgânica morta. Na próxima seção, essas várias interações serão discutidas com mais detalhes.

Produtor Organismo que usa a fotossíntese para converter a energia solar em compostos orgânicos ou que usa quimiossíntese para converter energia química em compostos orgânicos. *Também conhecido como* **autótrofo**.

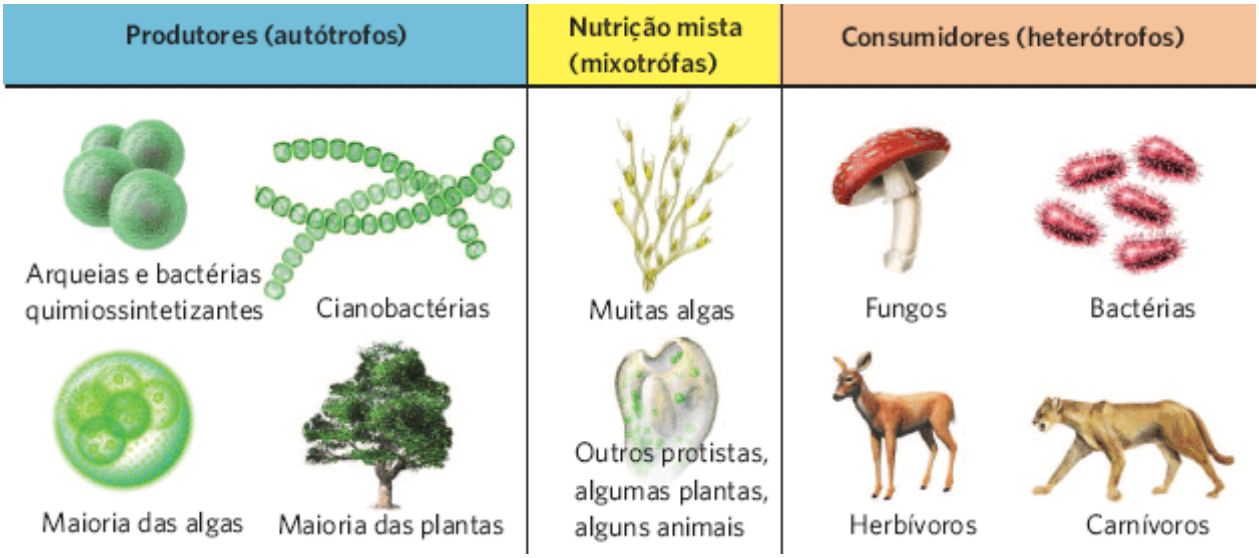


Figura 1.11 Categorias de espécies com base em suas fontes de energia. As espécies que obtêm sua energia da fotossíntese ou quimiossíntese são conhecidas como produtoras ou autótrofas. As espécies que obtêm sua energia a partir do consumo de outras espécies são heterótrofas. As espécies que podem assumir uma estratégia mista como produtoras e heterótrofas são mixotrófas.

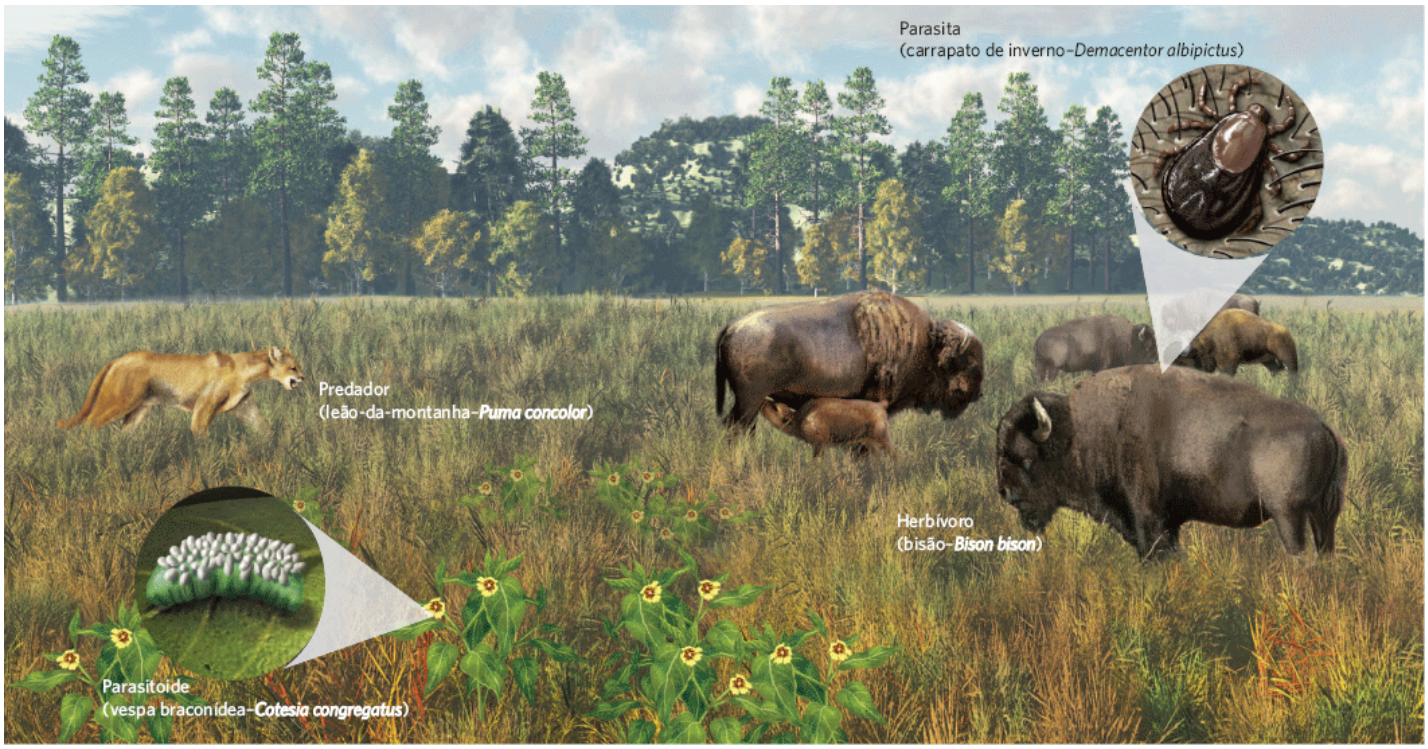


Figura 1.12 Os quatro tipos de consumidores. Os predadores podem ser divididos em predadores, como leões-da-montanha; parasitoides, como as vespas braconídeas mostradas aqui em uma lagarta-do-tomateiro; parasitas, como carrapatos de inverno; e herbívoros, como bisões.

Nem todas as espécies se encaixam perfeitamente na classificação de autótrofos ou heterótrofos. Algumas espécies podem obter as suas fontes de carbono de várias formas. Como essas espécies adotam uma abordagem mista para obter sua energia, são chamadas **mixótrofas**, as quais são bastante comuns na natureza. Por exemplo, algumas bactérias podem alternar entre fotossíntese e quimiossíntese. Além disso, muitas espécies de algas podem realizar fotossíntese e também obter o carbono orgânico assimilando bactérias, protistas e fragmentos de carbono orgânico existentes na água. Outras mixótrofas incluem as plantas carnívoras, anteriormente discutidas neste capítulo; tais plantas obtêm sua energia tanto de fotossíntese quanto do consumo de invertebrados.

TIPOS DE INTERAÇÃO ENTRE ESPÉCIES

Ao considerar a diversidade de espécies que existem na Terra, geralmente nos interessamos pelos papéis que desempenham. Os ecólogos classificam as espécies pelos tipos de interações que elas têm com outras espécies, como é possível observar nos exemplos da Figura 1.12. A seguir, está uma breve introdução a essas interações, começando com os vários tipos de consumidores, sendo cada um deles abordado com muito mais detalhes em capítulos posteriores.

Predação

Os **predadores** são organismos que matam e consomem parcial ou totalmente outro indivíduo. O leão-da-montanha, por exemplo, é um predador que mata veados-de-cauda-branca (*Odocoileus virginianus*) e muitas outras espécies de presas.

Os **parasitoides** representam um tipo especial de predador. Eles colocam seus ovos sobre ou dentro de outros animais, especialmente insetos, e os ovos eclodem em larvas que consomem o indivíduo hospedeiro por dentro, acabando por matá-lo. A maioria das espécies parasitoides é constituída de vespas e moscas.

Consumidor Organismo que obtém sua energia a partir de outros organismos. *Também conhecido como* **heterótrofo**.

Mixótrofo Organismo que obtém sua energia a partir de mais de uma fonte.

Predador Organismo que mata e consome parcial ou totalmente outro indivíduo.

Parasitoide Organismo que vive dentro e consome os tecidos de um hospedeiro vivo, e acaba por matá-lo.

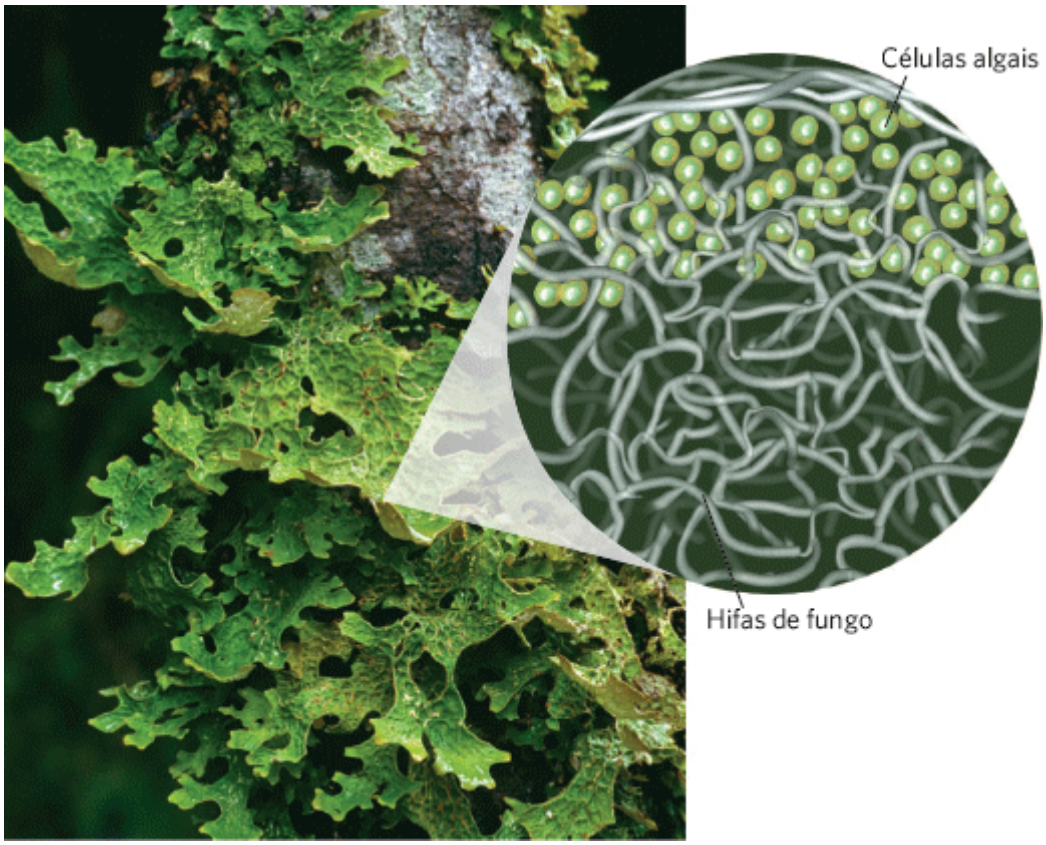


Figura 1.13 Mutualismo. Um líquen é uma associação simbiótica de um fungo e células algais. (Fotografia de DUNCAN MCEWAN/naturepl.com.)

Parasitismo

Os **parasitas** são organismos que vivem dentro ou sobre outro organismo, chamado de *hospedeiro*. Um parasita individual raramente mata seu hospedeiro, embora alguns hospedeiros morram quando são infectados por um grande número de parasitas. Os parasitas comuns incluem vermes e carrapatos. Quando um parasita causa uma doença, é chamado de **patógeno**. Os patógenos incluem várias espécies de bactérias, vírus, fungos, protistas, e um grupo de vermes chamado *helminto*.

Herbivoria

Os **herbívoros** são organismos que consomem produtores, como as plantas e as algas. Quando um herbívoro consome uma planta, ele geralmente consome apenas uma pequena porção da planta, e não a mata. Por exemplo, as lagartas consomem algumas folhas ou partes de folhas, de modo que a planta possa se regenerar. O gado consome os topos das folhas das gramíneas, mas não destroem a região de crescimento, localizada na base da planta.

Competição

A **competição** pode ser definida como uma interação com efeitos negativos entre duas espécies que dependem do mesmo recurso limitante para sobreviver, crescer e se reproduzir. Por exemplo, duas espécies de gramíneas poderiam competir pelo nitrogênio no solo. Como resultado, a sobrevivência, o crescimento e a reprodução de cada uma reduzem quando há convívio com as outras espécies de gramíneas na mesma área, o que não ocorre quando vivem sozinhas. Da mesma maneira, os coiotes e os lobos poderiam competir pelas mesmas presas na floresta, de tal modo que eles sobrevivem, crescem e se reproduzem melhor quando estão vivendo sozinhos, e não quando a outra espécie está presente. A competição por recursos limitados é uma interação muito comum na natureza.

Mutualismo

Quando duas espécies interagem de modo que cada uma receba benefícios da outra, sua interação é um **mutualismo.** Os liquens na Figura 1.13, por exemplo, são constituídos de um fungo que vive em conjunto com as células de algas verdes ou cianobactérias como um único organismo. O fungo fornece nutrientes para as algas, e estas fornecem carboidratos da fotossíntese para o fungo. Outros exemplos de mutualismo incluem as bactérias que ajudam a digerir material vegetal nos intestinos do gado, fungos que ajudam as plantas a extrair nutrientes minerais do solo em troca da energia dos carboidratos da planta, e as abelhas que polinizam as flores conforme obtêm o néctar.

Parasita Organismo que vive dentro ou sobre outro organismo, mas raramente o mata.

Patógeno Parasita que causa doença em seu hospedeiro.

Herbívoro Organismo que consome produtores, como plantas e algas.

Competição Interação com efeitos negativos entre duas espécies que dependem do mesmo recurso limitante para sobreviver, crescer e se reproduzir.

Mutualismo Interação entre duas espécies em que cada uma recebe benefícios da outra.

Comensalismo

O **comensalismo** é uma interação na qual duas espécies vivem em estreita associação, e uma espécie recebe um benefício enquanto a outra não tem benefício e nem custo. Por exemplo, plantas como a bardana (*Arctium lappa*) produzem frutos que contêm minúsculas farpas que aderem aos pelos dos mamíferos que encostam nela. A bardana tem o benefício de ter suas sementes dispersadas, enquanto o mamífero não é beneficiado nem prejudicado por transportar esses frutos.

Como os organismos são especializados em formas particulares de vida, muitos tipos diferentes são capazes de viver juntos em estreita associação. Um relacionamento físico próximo entre dois tipos diferentes de organismos é denominado **relação simbiótica**. Muitos organismos parasitas, parasitoides, mutualistas e comensais vivem em relações simbióticas.

Ao considerar os diferentes tipos de interações entre as espécies, pode ser útil classificar as interações entre os dois participantes como positiva (1), negativa (2) ou neutra (0). A Tabela 1.1 apresenta um resumo das interações entre espécies usando essa abordagem.

Consumidores de matéria orgânica morta

Os consumidores de matéria orgânica morta (incluindo *necrófagos*, *detritívoros* e *decompositores*) também desempenham papéis importantes na natureza. Os **necrófagos**, como os abutres, consomem animais mortos. Os **detritívoros**, como os escaravelhos e muitas espécies de centopeias, decompõem a matéria orgânica morta e os rejeitos (conhecidos como *detritos*) em partículas menores. Os **decompositores**, como muitas espécies de cogumelos, decompõem a matéria orgânica morta em elementos e compostos mais simples que podem ser reciclados pelo ecossistema.

HABITAT VERSUS NICHO

Ao caminhar através de uma pradaria no leste ou na região central dos EUA, você provavelmente se depararia com o coelho-cauda-de-algodão (*Sylvilagus floridanus*). Esta espécie prospera em campos agrícolas abandonados, cheios de gramíneas e outras flores silvestres altas intercaladas com arbustos. Essas plantas fornecem alimento para o coelho e proteção contra muitos de seus predadores, incluindo coiotes (*Canis latrans*) e várias espécies de falcão. Ao considerar as espécies na natureza, os ecólogos consideram útil distinguir entre onde um organismo vive e o que ele faz.

Tabela 1.1 Resultado da interação entre duas espécies.

TIPO DE INTERAÇÃO	ESPÉCIE 1	ESPÉCIE 2

Predação/Parasitoidismo	+	–
Parasitismo	+	–
Herbivoria	+	–
Competição	–	–
Mutualismo	+	+
Comensalismo	+	0

Interações que proporcionam um benefício para uma espécie são indicadas com o símbolo "+", as interações que causam dano a uma espécie são indicadas com o símbolo "–", e interações que não têm efeito em uma espécie são indicadas pelo símbolo "0".

O ***habitat*** de um organismo é o lugar, ou ambiente físico, em que vive. No caso do coelho, o *habitat* consiste em campos antigos que contêm gramíneas, flores silvestres e arbustos. Os *habitat*s são distinguidos por características físicas, incluindo frequentemente a forma predominante de vida vegetal ou animal. Assim, falamos de *habitat*s florestais, *habitat*s desérticos, *habitat*s de um córrego e *habitat*s de lagos (Figura 1.14).

Durante os primeiros anos da pesquisa ecológica, os cientistas desenvolveram um complexo sistema de classificação de *habitat*s. Por exemplo, eles começaram por distinguir entre *habitat*s terrestres e aquáticos. Dentre os *habitat*s aquáticos, identificaram os *habitat*s de água doce e os marinhos; nos *habitat*s marinhos, descobriram *habitat*s costeiros, de oceano aberto e do assoalho do oceano. À medida que as classificações se tornaram mais detalhadas, as distinções começaram a ruir, uma vez que os cientistas descobriram que tipos de *habitat*s se sobrepõem e que as distinções absolutas raramente existem. No entanto, a ideia de *habitat* não deixa de ser útil, visto que ressalta a variedade de condições às quais os organismos são expostos. Por exemplo, os habitantes de profundezas extremas do oceano e dosséis de florestas tropicais experimentam tanto as condições diferentes de luz, pressão, temperatura, concentração de oxigênio, umidade e concentração de sal, quanto diferenças nos recursos alimentares e nos predadores.

O **nicho** de um organismo inclui a gama de condições bióticas e abióticas que ele pode tolerar. No caso do coelho-cauda-de-algodão, seu nicho inclui os intervalos de temperatura e umidade que ele pode tolerar, as plantas que come e os predadores, coiotes e falcões com os quais convive. Um princípio ecológico importante afirma que cada espécie tem um nicho distinto. Não há duas espécies com exatamente o mesmo nicho, porque cada uma dispõe de atributos distintos da forma e função que determinam as condições que podem tolerar, como se alimentam e como escapam dos inimigos. Considere as centenas de espécies de insetos que podem viver em um jardim; cada uma tem um nicho único em termos de alimentos que come (Figura 1.15). Por exemplo, a lagarta da borboleta branca do repolho (*Pieris rapae*) alimenta-se do grupo de plantas que foram cultivadas a partir da planta da mostarda-selvagem (*Brassica oleracea*), incluindo repolho, brócolis e couve-flor. No entanto, o besouro-da-batata-do-Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) se alimenta quase exclusivamente das folhas da planta da batata (*Solanum tuberosum*). Da mesma maneira, a broca-do-milho-europeia (*Ostrinia nubilalis*) alimenta-se principalmente em plantas de milho (*Zea mays*). A variedade de *habitat*s e nichos detém a chave para a maior parte da diversidade dos organismos vivos.

Comensalismo Interação na qual duas espécies vivem em estreita associação; uma espécie recebe um benefício enquanto a outra não tem benefício nem custo.

Relação simbiótica Quando dois tipos diferentes de organismos vivem em um relacionamento físico próximo.

Necrófago Organismo que consome animais mortos.

Detritívoro Organismo que se alimenta de matéria orgânica morta e rejeitos conhecidos como detritos.

Decompositores Organismos que decompõem a matéria orgânica morta em elementos e compostos mais simples que podem ser reciclados pelo ecossistema.

Habitat O lugar ou ambiente físico no qual um organismo vive.

Nicho A gama de condições bióticas e abióticas que um organismo pode tolerar.

A. Remanso em uma curva do Rio Snake, Parque Nacional Grand Teton, Wyoming.

C. Parque Nacional dos Vulcões, Ruanda.

B. Lago Tenaya, Parque Nacional Yosemite, Califórnia.

D. Parque Nacional Amboseli, Quênia.

Figura 1.14 Habitats. Os *habitats* terrestres são distinguidos pela sua vegetação dominante; enquanto *habitats* aquáticos são distinguidos pela sua profundidade e existência ou não de água corrente. **A.** Correntes de água doce contêm água em movimento. **B.** Os lagos costumam ser grandes corpos de água que têm muito pouco fluxo. **C.** Na floresta tropical, temperaturas amenas e chuvas abundantes sustentam a maior produtividade e biodiversidade na Terra. **D.** Campos tropicais, que se desenvolvem onde a precipitação é escassa, no entanto, sustentam vastos rebanhos de herbívoros pastadores durante a produtiva estação chuvosa. (Fotografias de (A) George Sanker/naturepl.com; (B) McPHOTO/age fotostock; (C) Anup Shah/naturepl.com; e (D) Staffan Widstrand/naturepl.com.)

Os cientistas usam várias abordagens para estudar a ecologia

Os cientistas têm investigado os diversos papéis que os organismos desempenham no ambiente por mais de um século. Os ecólogos investigam esse assunto por meio de um processo sistemático, geralmente denominado método científico. Os três passos desse processo, o qual é mostrado na Figura 1.16, são (1) observações em relação a um padrão na natureza, (2) desenvolvimento de uma hipótese, e (3) teste da hipótese.

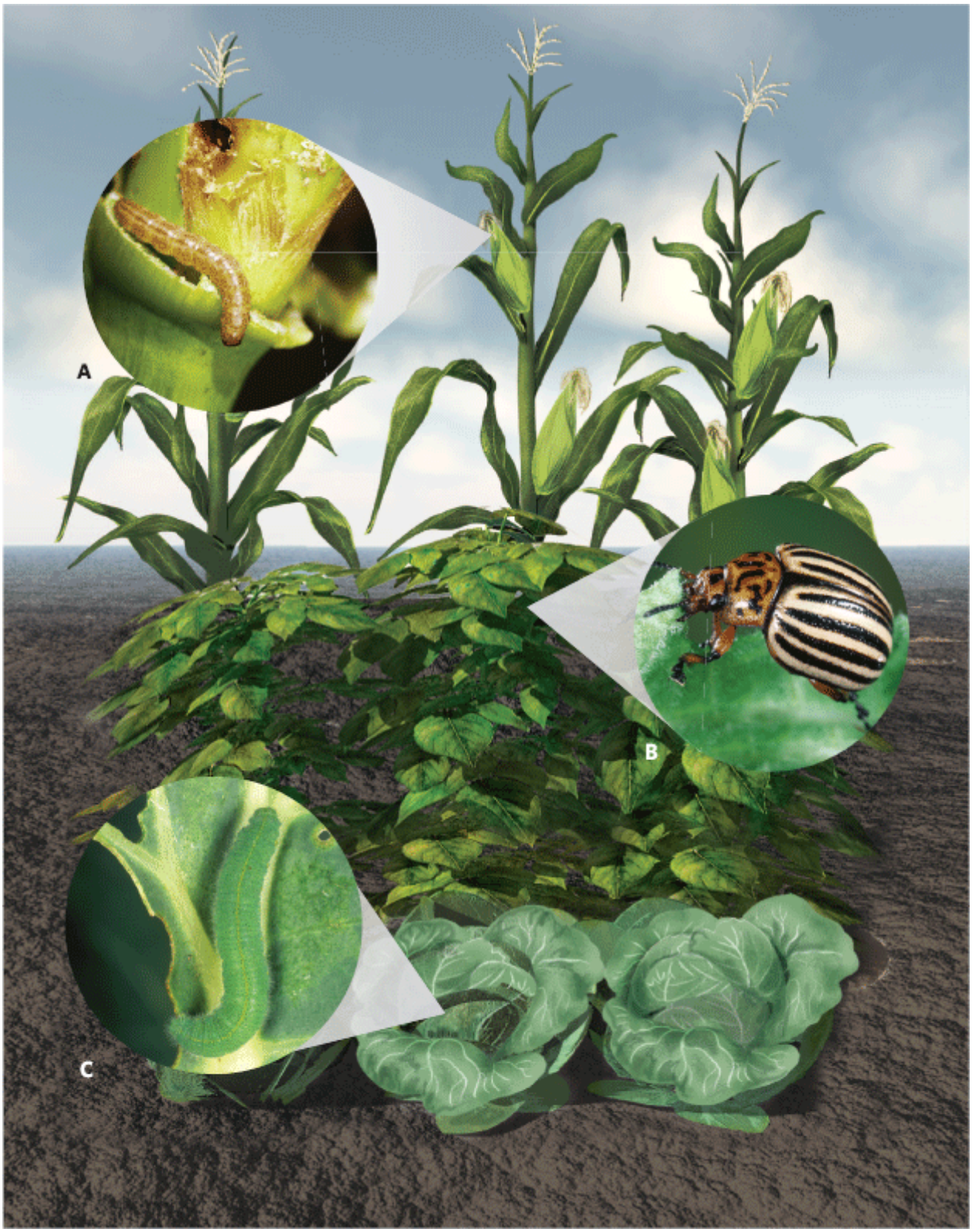


Figura 1.15 Nicho. Mesmo em um grupo de organismos similares, tais como os insetos, cada espécie tem um nicho distinto. No caso dos insetos, os alimentos que consomem são apenas um aspecto do seu nicho. **A.** A broca-do-milho-europeia é especializada para se alimentar das plantas do milho. **B.** O besouro-da-batata-do-Colorado é especializado para se alimentar das folhas das plantas da batata. **C.** A lagarta da borboleta-branca-do-repolho é especializada para se alimentar das folhas de repolho, brócolis e couve-flor. (Fotografias de (A) Scott Sinklier/ano fotostock; (B) blickwinkel/Alamy; e (C) Nigel Cattlin/Alamy.)

OBSERVAÇÕES, HIPÓTESES E PREVISÕES

A maioria das pesquisas começa com um conjunto de observações sobre a natureza, convidando a uma explicação. Em geral, essas observações identificam e descrevem um padrão consistente. Como aprendemos na história da pesquisa sobre

as chaminés hidrotérmicas, uma vez que se descobriu que a diversidade e a abundância de espécies que vivem em torno delas não poderiam ser sustentadas pela pequena quantidade relativa de matéria orgânica proveniente da superfície ensolarada, foi necessário desenvolver e testar novas hipóteses sobre as bactérias quimiossintéticas. Nesses casos, algumas hipóteses serão apoiadas, enquanto outras serão rejeitadas e exigirão novas hipóteses. Esse processo é o método científico.

Para ajudar a compreender o método científico, imagine que você está andando em torno de um lago em uma noite quente de primavera após uma tempestade; você provavelmente ouviria sapos machos vocalizando chamados. Se você voltasse ao mesmo lago em noites frias após um período de seca, seria menos provável ouvir sapos coaxando. Se você viajasse para muitos lagos diferentes, observaria este padrão repetidamente; ou seja, você observaria e descreveria um padrão consistente na natureza. Padrões naturais repetidos levam os cientistas a teorizar sobre as causas desses padrões.

Publique as descobertas; faça previsões adicionais e teste cada uma

As **hipóteses** são ideias que potencialmente explicam uma observação repetida. No caso dos sapos, tem sido observado de modo consistente que eles chamam apenas nas noites quentes após uma tempestade. Após estabelecer a existência desse padrão, é necessário entendê-lo melhor. Poderíamos querer explicar *como* os sapos sentem as mudanças na temperatura e na precipitação, e como a percepção dessas mudanças ambientais estimula os sapos a coaxar. Também poderíamos querer explicar *por que* os sapos chamam em noites quentes após a chuva. Como os sapos se beneficiam do chamado (talvez atraindo parceiros) e quais, se existentes, são os custos da vocalização?

Hipótese Uma ideia que potencialmente explica uma observação repetida.

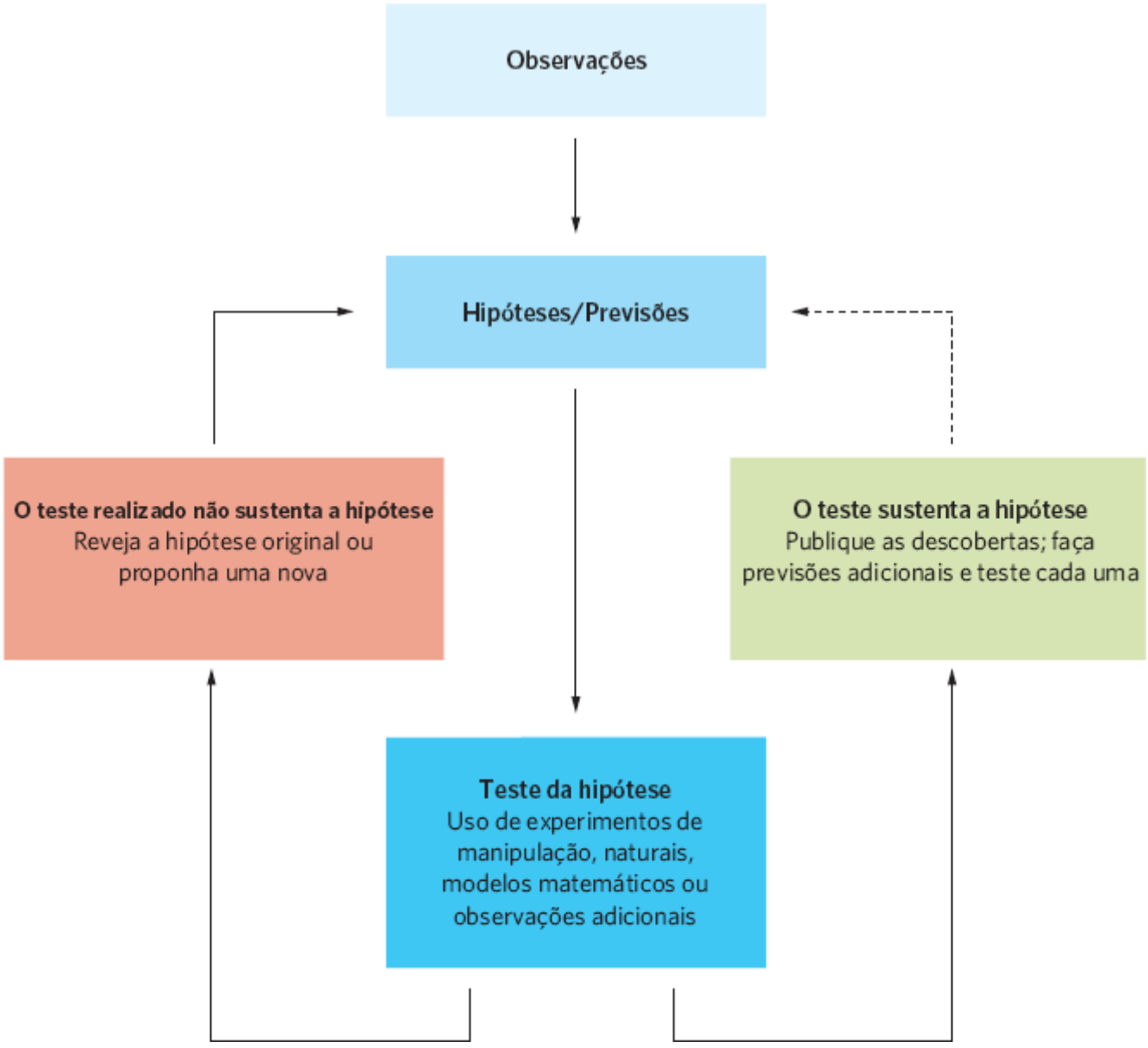


Figura 1.16 Método científico. O método científico começa com a observação dos padrões na natureza e desenvolvimento de uma hipótese que explica como ou por que o padrão existe. As previsões de uma hipótese são testadas com experimentos de manipulação, experimentos naturais, modelos matemáticos ou observações adicionais.

As hipóteses sobre como e por que os organismos respondem ao ambiente representam diferentes tipos de explicações. A explicação do "como" objetiva os detalhes da percepção sensorial do animal e as alterações em suas concentrações hormonais, sistema nervoso e sistema muscular. No caso dos sapos, poderíamos supor que seu sistema nervoso detecta temperaturas amenas e chuva. Isso inicia mudanças nos hormônios e fisiologia de um sapo macho, o que o faz contrair os músculos que o fazem vocalizar.

As hipóteses que abordam as mudanças imediatas nos hormônios, fisiologia, sistema nervoso ou sistema muscular de um organismo são conhecidas como **hipóteses próximas**. Se essas hipóteses estiverem corretas, então será possível fazer *previsões*. As **previsões** são afirmações que surgem logicamente das hipóteses. Por exemplo, se estiver correta a nossa hipótese de como uma noite chuvosa faz os sapos machos chamar, então podemos prever que qualquer sapo exposto a temperaturas amenas e a chuva responderá alterando a concentração de hormônios específicos que estimulam o cérebro a enviar um sinal para os músculos do aparelho vocal se contrair.

Hipóteses finais abordam o motivo de um organismo responder de determinada maneira ao seu ambiente; ou seja, os custos em termos de aptidão e os benefícios de uma resposta específica. Por exemplo, poderíamos estabelecer a hipótese de que os sapos machos coaxam para atrair as fêmeas. Além disso, se houver suspeita de que os sapos machos coaxam para atrair as fêmeas, então talvez os machos coaxem em noites quentes após uma tempestade porque nesse período produzem as melhores condições para a postura dos ovos, que é quando as fêmeas estão mais interessadas em acasalamento. Os machos se beneficiam vocalizando em uma noite quente e úmida, porque terão maior probabilidade de atrair as fêmeas e, portanto, gerar mais filhotes. Se os machos chamarem em outro momento, atrairão menos fêmeas e terão um benefício muito menor. Em relação aos custos, poderíamos estabelecer a hipótese de que, quando os sapos machos chamam para atrair as fêmeas, eles correm o risco de atrair também a atenção de predadores. O risco aumentado de morte representa um alto custo de aptidão para sapos do sexo masculino.

Agora dispomos de diversas previsões como consequência lógica da nossa hipótese final sobre o chamado dos sapos machos: (1) os machos que coaxam atrairão as fêmeas; (2) as fêmeas procuram ativamente por machos apenas em noites quentes e úmidas; (3) se cantar impõe um custo, os machos devem restringir o seu canto para os momentos que proporcionarão o benefício máximo.

COMO TESTAR HIPÓTESES COM EXPERIMENTOSDE MANIPULAÇÃO

Uma hipótese específica raramente consegue ser confirmada. No entanto, nossa confiança aumenta à medida que continuamos a testar uma hipótese e repetidamente descobrimos que nossas observações a sustentam. Embora os métodos para adquirir conhecimento científico pareçam ser diretos, existem muitas armadilhas. Por exemplo, uma relação observada entre dois fatores não significa necessariamente que um fator faz com que o outro mude. A causa deve ser determinada de maneira independente. Para alcançar este objetivo, podemos projetar **experimentos de manipulação**, nos quais uma hipótese é testada alterando-se um fator da hipótese que representa uma causa subjacente do fenômeno.

Para compreender o processo de um experimento de manipulação, considere a observação de que os insetos herbívoros frequentemente consomem menos que 10% dos tecidos de uma planta. Os ecólogos propuseram várias hipóteses para explicar isso. Uma delas é que os predadores consomem insetos herbívoros em uma taxa tão alta que as populações de insetos permanecem baixas. Essa população baixa de insetos não consegue consumir muitos dos tecidos das plantas. Essa parece ser uma hipótese razoável, mas como testá-la sem um experimento de manipulação?

Os pesquisadores que trabalham na questão decidiram explorar se a hipótese de predação se aplica a insetos que se alimentam de carvalhos no Missouri. Eles observaram que as aves consomem muitos insetos em folhas de carvalho e elaboraram a hipótese de que as aves reduziriam as populações de insetos herbívoros. Se essa hipótese fosse correta, quando as aves estivessem ausentes, as populações de insetos aumentariam e consumiriam mais biomassa foliar. A confirmação dessa previsão apoiaria sua hipótese; a falta de confirmação levaria a rejeitar a hipótese e a propor uma nova.

Para testar a hipótese de que a predação por aves reduz a abundância de insetos em árvores de carvalho, os pesquisadores decidiram realizar um experimento de manipulação em que eles usaram gaiolas que isolavam as aves das árvores (Figura 1.17A). A **manipulação**, também conhecida como **tratamento**, é o fator que se quer variar em um experimento. Em geral, uma das manipulações usadas é um *controle*. Um **controle** é uma manipulação que inclui todos os aspectos de um experimento, exceto o fator de interesse. No experimento de carvalho, as árvores isoladas serviram como o tratamento enquanto as árvores sem isolamento serviram de controle.

Hipótese próxima Hipótese que aborda as mudanças imediatas nos hormônios, fisiologia, sistema nervoso, ou do sistema muscular de um organismo.

Previsão A consequência lógica de uma hipótese.

Hipótese final Hipótese que explica por que um organismo responde de determinada maneira ao seu ambiente — ou seja, os custos em termos de aptidão e os benefícios de uma resposta específica.

Experimento de manipulação Processo pelo qual uma hipótese é testada alterando-se um fator que represente uma causa subjacente do fenômeno.

Manipulação Fator que queremos variar em um experimento; *também conhecido como* Tratamento.

Controle Manipulação que inclui todos os aspectos de um experimento, exceto o fator de interesse.

Assim que decidimos sobre quais manipulações queremos fazer, é necessário atribuir a cada manipulação uma **unidade experimental** específica; tal unidade é o objeto ao qual aplicamos a manipulação. No caso do experimento do carvalho, os pesquisadores decidiram que usariam grupos de três mudas de carvalho branco como suas unidades experimentais. Depois de tomar essa decisão, cada unidade experimental foi isolada (com redes que envolviam cada grupo de três mudas, tornando-as inacessíveis às aves) ou deixada sem isolamento para permitir o acesso das aves.

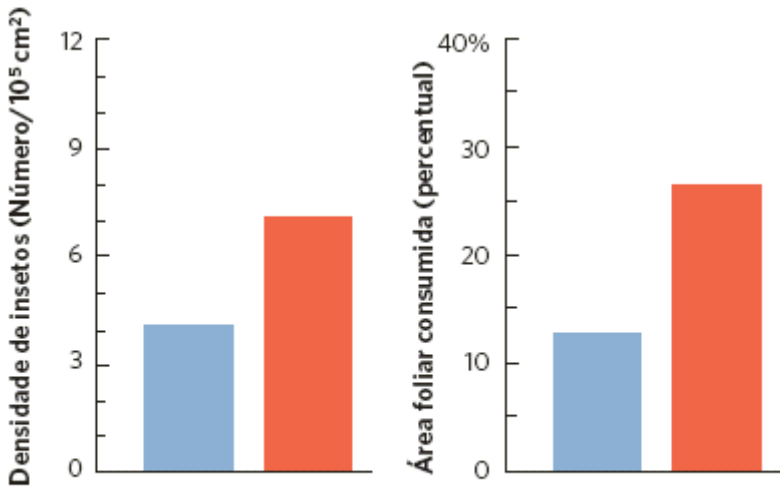
A manipulação de uma única unidade experimental pode fornecer resultados interessantes, mas estes podem não ser confiáveis a menos que o experimento seja repetido e demonstre um resultado similar. Ser capaz de produzir um resultado semelhante múltiplas vezes é conhecido como **replicação**, o que é uma característica essencial da maioria dos estudos experimentais. No estudo dos carvalhos, os investigadores decidiram acrescentar gaiolas para 10 grupos de árvores e deixar 10 grupos de árvores sem isolamento. Ao fazer isso, eles replicaram o experimento 10 vezes.

Quando associamos manipulações diferentes para nossas unidades experimentais, isso deve ser feito usando a **randomização**, o que significa que cada unidade experimental tem uma possibilidade igual de ser associada a uma determinada manipulação. No experimento de carvalho, os pesquisadores designaram aleatoriamente grupos de árvores a ser isolados ou não como controles. Dessa maneira, eles puderam ter a certeza de que as árvores isoladas inicialmente não eram diferentes das árvores controle.

Uma vez que os pesquisadores montaram o experimento, eles coletaram dados sobre o número de insetos herbívoros e a porcentagem de tecido foliar que tinha sido consumido. Eles descobriram que as árvores isoladas tinham em torno de duas vezes mais insetos herbívoros que as árvores de controle. Além disso, a porcentagem de tecido foliar consumido no final da estação de crescimento foi quase duas vezes mais elevada em árvores isoladas que nas árvores controle (Figura 1.17B). Esses achados levaram os pesquisadores a concluir que o experimento apoiava sua hipótese.

Embora muitos experimentos sejam conduzidos em ambientes naturais, como as florestas de carvalho ou lagos, outros são conduzidos em escalas menores (Figura 1.18). Muitos experimentos fazem uso de **microcosmos**, que são sistemas ecológicos simplificados que tentam replicar as características essenciais de um sistema ecológico em uma montagem de laboratório ou de campo. No caso dos experimentos que estudam sistemas aquáticos, por exemplo, os microcosmos podem consistir em grandes tanques de água ao ar livre. Tais tanques apresentariam muitas das características dos corpos de água naturais, incluindo solo, vegetação e uma diversidade de organismos (Figura 1.18B). O uso de microcosmos assume que uma resposta às manipulações em um microcosmo representa as reações que ocorreriam em um *habitat* natural. Por exemplo, poderíamos querer entender como espécies de peixes competem por comida. Observar a competição entre as espécies de peixes em um lago sombrio pode não ser viável, mas um grande tanque de água, que inclua muitas características do lago, poderia funcionar bem, desde que os peixes se comportem de modo semelhante em ambas as condições. Se assim for, os resultados do experimento de microcosmos podem produzir reações que podem ser generalizadas para o sistema natural mais amplo.

A



B

Figura 1.17 Experimento de manipulação. Experimentos de manipulação fornecem os testes de hipóteses mais fortes. **A.** Em um estudo que testou se as aves são um fator importante na determinação do número de insetos nas árvores de carvalho no Missouri, os ecólogos colocaram redes em torno de algumas mudas de carvalho branco para excluir as aves, e deixaram outras mudas de carvalho sem isolamento para servir como um controle. **B.** A partir desse experimento, os investigadores mediram o número de insetos herbívoros por folha e a quantidade de tecido foliar que foi consumido em cada um dos dois tratamentos. (Segundo Marquis RJ, Whelan CJ. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects, *Ecology* 75 (1994): 2007-2014. Fotografia de Chris Whelan, da Universidade de Illinois.)

Unidade experimental Objeto ao qual aplicamos uma manipulação experimental.

Replicação Capacidade de produzir um resultado semelhante várias vezes.

Randomização Aspecto do projeto do experimento em que cada unidade experimental tem uma possibilidade igual de ser associada a uma determinada manipulação.

Microcosmo Sistema ecológico simplificado que tenta replicar as características essenciais deste tipo de sistema em uma montagem de laboratório ou de campo.

Figura 1.18 Vias experimentais. A escolha da via experimental geralmente representa um compromisso entre a complexidade das condições naturais e as condições altamente controladas de um experimento de laboratório. **A.** Experimentos de manipulação de lagos inteiros, como este em Wisconsin, incluem condições naturais, mas esses experimentos são difíceis de replicar. **B.** Os experimentos de microcosmos, como esta do Laboratório de Ecologia *Pymatuning* da Universidade de Pittsburgh, incluem muitas características de um lago por conter comunidades de organismos aquáticos. O uso de microcosmos possibilita que as manipulações possam ser reproduzidas muitas vezes. **C.** Os experimentos de laboratório, como esta de pesticida realizada em placas de Petri, possibilitam aos pesquisadores realizar experimentos altamente controlados, mas eles são conduzidos sob condições muito artificiais. (Fotografias de cortesia (A) de Carl Watras; (B) e (C) de Rick Relyea.)

ABORDAGENS ALTERNATIVAS PARA EXPERIMENTOS DE MANIPULAÇÃO

Muitas hipóteses não podem ser testadas por experimentos, seja pelo fato de a quantidade de área ou escala de tempo necessária para testar a hipótese ser simplesmente muito grande, ou por não ser possível isolar variáveis específicas e conceber um controle adequado. Essas limitações são comuns quando estamos tentando entender os padrões que ocorreram durante longos períodos de tempo, ou em sistemas como populações ou ecossistemas inteiros, que são grandes demais para serem manipulados.

Várias hipóteses diferentes poderiam explicar igualmente bem uma determinada observação, de modo que os investigadores deveriam fazer previsões que distinguissem as diferentes alternativas. Por exemplo, muitos ecólogos observaram diminuição no número de espécies à medida que nos movemos para o norte ou para o sul, afastando-nos do equador. Esse padrão repetido tem muitas explicações potenciais. Quando se viaja para o norte a partir do equador, temperatura e precipitação médias diminuem, incidência de luz solar diminui e sazonalidade aumenta. Cada um desses fatores, isoladamente ou em conjunto, poderia afetar o número de espécies que podem coexistir em uma localidade específica. Com efeito, dúzias de hipóteses têm sido propostas para explicar a redução observada no número de espécies à medida que nos afastamos do equador. Isolar o efeito de cada fator revelou-se difícil, porque todos os outros fatores para os quais podemos construir uma hipótese mudam em conjunto.

Por que calculamos médias e variâncias?

Como vimos no experimento dos carvalhos, ao testar hipóteses, ecólogos fazem **observações** que podem ser consideradas como informação, incluindo as medidas que são obtidas dos organismos ou do ambiente. Essas observações, também conhecidas como **dados**, são então utilizadas para testar hipóteses. No caso das árvores de carvalho, os investigadores recolheram dados sobre a densidade de insetos herbívoros e a quantidade de tecido foliar que foi consumido por eles.

Ao fazer perguntas em ecologia, geralmente queremos conhecer o valor médio (ou a *média*) dos dados coletados a partir de diferentes tratamentos ou obtidos em condições distintas. No caso do experimento dos carvalhos, os pesquisadores queriam comparar a densidade média de insetos em árvores isoladas contra árvores sem cobertura, a fim de determinar se as aves reduziam o número de insetos que consomem suas folhas.

Embora a comparação dos diferentes meios nos direcione para as tendências centrais dos dados, os ecólogos geralmente querem saber se os dados utilizados para produzir a média têm variabilidade alta ou baixa. Por exemplo, se a densidade média de insetos nas folhas foi de 10 insetos por metro quadrado de superfície foliar em ambos os conjuntos seguintes de dados, qual é o grupo mais variável?

Grupo A: 10, 9, 11, 10, 8, 12, 9, 11, 8, 12

Grupo B: 10, 5, 15, 10, 6, 14, 5, 15, 7, 13

Embora ambos os grupos tenham a mesma média, as observações do Grupo A variam de 8 a 12; enquanto, no Grupo B, variam de 5 a 15. Por conseguinte, os dados do Grupo B são mais variáveis.

Por que a preocupação com a variabilidade dos dados que recolhemos? Tendo em conta que cada média é calculada a partir de um conjunto de dados encontrado em um intervalo estreito ou amplo, a variabilidade nos dá uma ideia de quanto as distribuições de dados se sobrepõem entre si. Se dois grupos de dados apresentam diferentes médias, mas as distribuições de dados se sobrepõem muito, então não podemos ter certeza de que os dois grupos são realmente diferentes uns dos outros. Por outro lado, se dois grupos de dados têm diferentes médias, mas as distribuições de dados não se sobrepõem, então podemos ficar confiantes de que os dois grupos são diferentes.

Uma maneira de medir o quão amplamente os valores dos dados estão dispersos em torno da média é calcular a *variância da média*. A **variância da média** é uma medida que indica a dispersão de dados em torno da média de uma população em que cada membro da população foi mensurado. Os valores mais amplamente dispersados pela média apresentarão maior variância.

A maneira mais fácil de calcular a variância em um conjunto de dados (designados por s^2) é fazê-la em duas etapas:

1. Elevar ao quadrado cada valor observado (denotado como x) e calcular a média desses valores ao quadrado (em que E indica que estamos usando a média de diversos valores):

$E[\chi^2]$

2. A partir dessa média, subtraia o quadrado do valor da média observado:

$\sigma^2 = E[\chi^2] - [E(\chi)]^2$

Em outras palavras, $E[\chi^2]$ é a média dos valores observados ao quadrado e $[E(\chi)]^2$ é o quadrado do valor médio observado.

Observações Informações, incluindo as medidas, que são obtidas dos organismos ou do ambiente; *também conhecidas como* Dados.

Variância da média Uma medida que indica a dispersão de dados em torno da média de uma população, em que cada membro da população foi mensurado.

Ao calcular a variância da média, o cálculo baseia-se na suposição que medimos cada membro de uma população. Na realidade, muitas vezes não se pode medir cada membro; no entanto, em vez disso, mensura-se uma amostra da população. No estudo do carvalho, por exemplo, os pesquisadores não mediram os insetos em todas as árvores de carvalho, mas usaram uma amostra de 10 grupos de árvores. Quando medimos uma amostra da população, a variação nos dados é chamada de **variância da amostra**, a qual é muito semelhante à variância da média, exceto que agora contamos como medimos muitas amostras da população (denotadas como *n*). A variância da amostra (denotada como s^2) é calculada como:

$$s^2 = \frac{n}{n-1} \times \sigma^2$$

ou

$$s^2 = \frac{n}{n-1} \times (E[\chi^2] - [E(\chi)]^2)$$

Nesta equação, é possível observar que, à medida que o número de amostras torna-se muito grande, o valor da variância da amostra se aproxima do valor da variância da média para a população inteira.

Para ajudar a entender como calcular a variância da amostra, considere o seguinte conjunto de observações sobre a abundância de insetos por folha de árvores cobertas com redes ou não:

Árvores cobertas	Árvores descobertas
8	4
6	3
7	2
9	4
5	2

Para as árvores isoladas, é possível calcular a média dos valores como:

$$(8+6+7+9+5) \div 5 = 7$$

E a média dos valores ao quadrado como:

$$(82+62+72+92+52) \div 5 = 51$$

Podemos então calcular a variância da amostra para os dados das árvores isoladas como:

$$s^2 = \frac{n}{n-1} \times (\mathrm{E}[X^2] - [\mathrm{E}(X)]^2)$$

$$s^2 = \frac{5}{5-1} \times (51 - (7)^2)$$

$$s^2 = (1{,}25) \times (51 - 49) = 2{,}5$$

EXERCÍCIO Usando os dados das cinco repetições de árvores descobertas, calcule a média e a variância da amostra de abundância de insetos.

Variância da amostra Uma medida que indica a dispersão dos dados em torno da média de uma população, quando apenas uma amostra da população foi medida.

Os ecólogos têm várias abordagens alternativas que superam essas dificuldades. Uma opção, o **experimento natural**, baseia-se na variação natural no ambiente para testar uma hipótese. Por exemplo, considere a hipótese de que o número de espécies em uma ilha é influenciado pelo tamanho da ilha, visto que ilhas maiores têm mais nichos disponíveis, suportam populações maiores que resistem à extinção e são mais fáceis para que os organismos encontrem e colonizem. Um experimento de manipulação para testar essa hipótese seria impossível, pois exigiria tanto uma manipulação maciça de muitas ilhas como a capacidade de observar a diferença no número de espécies colonizadoras ao longo de centenas ou até mesmo milhares de anos. Em vez disso, podemos "testar" a hipótese comparando o número de espécies que vivem em ilhas de diferentes tamanhos, criadas em períodos mais curtos devido a mudanças no nível do mar ou de um lago. Embora um experimento de manipulação não seja possível nesses casos, um experimento natural como o sugerido ainda torna possível que os pesquisadores determinem se os padrões da natureza são consistentes ou inconsistentes com hipóteses sobre as causas subjacentes.

Experimento natural Uma abordagem para testar uma hipótese que se baseia na variação natural no ambiente.

Os ecólogos também usam *modelos matemáticos* para explorar o comportamento dos sistemas ecológicos. Em um **modelo matemático**, um investigador cria uma representação de um sistema com um conjunto de equações que corresponde às relações hipotéticas entre cada um dos componentes do sistema. Por exemplo, podemos usar um modelo matemático para representar como os nascimentos e a imigração contribuem para a taxa de crescimento de uma população, e como as mortes e a emigração reduzem a taxa de crescimento. Neste sentido, um modelo matemático é uma hipótese; ele fornece uma explicação da estrutura e do funcionamento observados do sistema.

É possível testar a precisão de um modelo matemático comparando as previsões que ele fornece com as observações da natureza. Por exemplo, os epidemiologistas têm desenvolvido modelos para descrever a propagação de doenças transmissíveis. Esses modelos incluem fatores como as proporções de uma população que são suscetíveis, expostas,

infectadas e recuperadas de infecções. Os modelos incluem também as taxas de transmissão e a probabilidade de que o organismo causará uma doença no outro infectado. Com a inclusão de todos esses fatores, esses modelos podem fazer previsões sobre a frequência e a gravidade dos surtos de doenças. Essas previsões podem então ser testadas comparando-as com as observações de surtos de doenças do mundo real. Esta abordagem está sendo empregada para diversas doenças importantes da vida selvagem, incluindo a transmissão de raiva em animais como morcegos, guaxinins, gambás e raposas, e a transmissão da Doença de Lyme em populações das vidas selvagem e humana.

Modelo matemático Representação de um sistema com um conjunto de equações que correspondem às relações hipotéticas entre os componentes do sistema.

Os modelos matemáticos podem ser usados em qualquer escala. Por exemplo, em uma escala maior, os ecólogos criaram modelos matemáticos para investigar a forma como a queima de combustíveis fósseis afeta o teor de CO_2 da atmosfera. Para gerenciar os impactos humanos sobre o ambiente, é criticamente importante entender essa relação. Os modelos do inventário de carbono global incluem, dentre outros fatores, as equações que descrevem a absorção de CO_2 pelas plantas e a dissolução do CO_2 nos oceanos. As versões anteriores desses modelos falharam em explicar as observações e superestimaram o aumento anual das concentrações do CO_2 na atmosfera. O mundo real evidentemente contém "sumidouro" de CO_2, como a regeneração das florestas que removem o CO_2 da atmosfera. Ao incluir os efeitos desses sumidouros de CO_2, os modelos refinados de carbono descrevem com maior precisão dados atmosféricos observados, e têm probabilidade maior de prever as mudanças futuras com exatidão.

Para qualquer modelo, podemos apoiar ou rejeitar a hipótese confrontando as previsões do modelo com as observações. Os modelos rejeitados podem ser refinados ainda mais para incorporar complexidades adicionais e melhor se ajustar às nossas observações.

Os humanos influenciam os sistemas ecológicos

Por mais de um século, os ecólogos têm trabalhado com muita dedicação para entender como a natureza funciona, desde o nível do organismo até o nível da biosfera. As maravilhas do mundo natural aguçam a nossa curiosidade sobre a vida e nosso ambiente. Para muitos ecólogos, uma curiosidade sobre como a natureza funciona é motivo suficiente para estudar ecologia. Cada vez mais, no entanto, os ecólogos lutam para entender como o rápido crescimento da população humana, já com mais de 7 bilhões de pessoas, está afetando o planeta. Nossa necessidade de compreender a natureza está se tornando cada vez mais urgente, pois o crescimento da população humana sobrecarrega o funcionamento dos sistemas ecológicos. Os ambientes dominados ou criados por humanos (incluindo áreas urbanas e periféricas – campos agrícolas, plantações de árvores e áreas de lazer) são também sistemas ecológicos. O bem-estar da humanidade depende da manutenção do bom funcionamento desses sistemas.

Atualmente, a população humana consome enormes quantidades de energia e recursos, e produz grandes quantidades de rejeitos. Como resultado, praticamente todo o planeta é fortemente influenciado pelas atividades humanas (Figura 1.19). Essas influências incluem a degradação do ambiente natural e a ruptura de muitas funções importantes que os ambientes naturais proporcionam aos humanos. O aumento do consumo de recursos naturais pelos humanos tem causado uma série de problemas ecológicos. Por exemplo, a remoção de plantas de seu ambiente natural para serem usadas como plantas ornamentais, a exploração de animais para consumo humano e o comércio de animais têm causado o declínio de muitas espécies em seus *habitat*s nativos. As espécies afetadas são diversas, incluindo os cactos do sudoeste americano, coletados para a venda como plantas ornamentais, várias espécies de répteis e anfíbios, vendidas no comércio de animais, e muitas espécies de peixes e baleias que são sobre-exploradas pela pesca comercial. Como o comércio tornou-se mais global, as espécies têm sido introduzidas involuntariamente em novos locais a uma taxa crescente. Algumas dessas espécies (p. ex., ratos, cobras e patógenos) podem ter efeitos devastadores sobre as espécies locais. Para alimentar 7 bilhões de pessoas, temos convertido uma grande quantidade de terra para uso agrícola. Essa conversão trouxe consigo uma série de desafios, incluindo a perda de *habitat*s naturais, poluição por fertilizantes e pesticidas e questões relacionadas com o cultivo de culturas geneticamente modificadas. Algumas culturas, como o milho, agora estão sendo cada vez mais utilizadas como fontes de combustível, também conhecidas como *biocombustíveis*, demandando ainda mais terra para ser convertida para uso agrícola. Os humanos também precisam de terra para habitação, comércio e indústria. Isso tem reduzido ainda mais a quantidade de *habitat* natural disponível para outras espécies, e tem sido um grande contribuidor para o declínio e a extinção de muitas espécies. Ao longo do livro, essas questões serão abordadas mais detalhadamente.

Outro conjunto de desafios ecológicos foi provocado pelos rejeitos produzidos pelas atividades humanas. Por exemplo, esgotos e processos industriais não tratados podem danificar o ar, a água e o solo. Além disso, o uso de usinas nucleares

para gerar eletricidade produz quantidades substanciais de rejeitos nucleares. De todos os resíduos humanos, talvez nenhum cause uma preocupação pública maior que os *gases de estufa*, responsáveis pelo aquecimento global. Os **gases de estufa** são compostos existentes na atmosfera que absorvem a energia térmica infravermelha emitida pela Terra e, então, emitem parte da energia de volta para a Terra. Ao fazer isso, os gases impedem que grande parte dessa energia irradiada da superfície da Terra escape para o espaço. Os gases de estufa incluem muitos compostos diferentes, mas um importante é o CO_2[1], que é produzido pela queima de combustíveis fósseis nos carros que dirigimos e nas usinas geradoras de eletricidade a carvão* que fornecem energia para muitos de nossos lares e empresas. À medida que a população humana e as demandas por aumento de energia continuam a crescer, queimamos mais combustíveis fósseis e produzimos mais gases de estufa. Quanto mais gases de estufa introduzimos na atmosfera, mais quente torna-se a Terra.

Gases de estufa Compostos na atmosfera que absorvem a energia térmica do infravermelho emitida pela Terra e, então, passam a refletir parte desta energia de volta para a Terra.

Figura 1.19 Impactos humanos sobre os sistemas ecológicos. O crescimento da população humana, especialmente ao longo dos últimos dois séculos, alterou grande parte do planeta. Os humanos têm destruído *habitats*, convertido terras em agricultura, criado poluição do ar e da água, queimado grandes quantidades de combustíveis fósseis e sobre-explorado plantas e animais.

Como os sistemas ecológicos são inerentemente complexos, é difícil prever e gerenciar os efeitos de uma população humana crescente sobre os sistemas ecológicos em todos os níveis. No nível do organismo, podemos querer saber como um pesticida pulverizado no ambiente pode afetar cada um dos muitos tecidos e sistemas orgânicos de um animal, levando a mudanças no comportamento, crescimento e reprodução. No nível da comunidade, podemos perguntar como uma diminuição na abundância de uma espécie causada pela coleta comercial poderia afetar as populações de outras espécies naquela comunidade. No nível da biosfera, gostaríamos de quantificar o grande número de fontes que emitem CO_2 e compreender os processos que retiram o CO_2 da atmosfera. Cada um desses casos apresenta um conjunto de questões complexas que não são fáceis de responder. No entanto, precisamos de uma sólida compreensão de como o sistema ecológico opera antes que possamos prever o resultado de impactos antropogênicos sobre o sistema e recomendar maneiras de minimizar danos a ele.

O PAPEL DOS ECÓLOGOS

A situação das espécies individuais que correm risco de extinção nos afeta emocionalmente. No entanto, cada vez mais, os ecólogos percebem que o único meio eficaz de preservar as espécies do mundo é por meio da conservação dos ecossistemas

e da gestão dos processos ecológicos em larga escala. Espécies individuais, incluindo aquelas que os humanos dependem para alimentos e outros produtos, são eles próprios dependentes da manutenção dos sistemas de suporte ambiental. Os efeitos locais das atividades humanas sobre os sistemas ecológicos muitas vezes podem ser gerenciados, uma vez que entendamos os mecanismos subjacentes responsáveis pela mudança. No entanto, nossas atividades têm levado, cada vez mais, a vários efeitos generalizados, os quais são mais difíceis para os cientistas caracterizarem e os órgãos legislativos e reguladores controlarem. Por essa razão, uma compreensão científica clara dos problemas ambientais é um pré-requisito necessário para a ação.

A mídia está cheia de relatos de problemas ambientais: desaparecimento de florestas tropicais, estoques de peixes deplecionados, doenças emergentes, aquecimento global e guerras que causam tragédias ambientais e sofrimento humano. No entanto, é importante saber que existem histórias de sucesso também. Muitos países têm feito grandes progressos na limpeza de seus rios, lagos e ar. Os peixes estão novamente migrando rio acima da América do Norte e Europa para desovar. A chuva ácida diminuiu, graças às mudanças na queima de combustíveis fósseis. A liberação de clorofluorcarbonos, que danificam a camada de ozônio que protege a superfície da Terra da radiação ultravioleta, diminuiu dramaticamente. A inevitabilidade do aquecimento global causado pelo aumento da concentração de CO_2 atmosférico provocou uma preocupação global, e colocou em marcha um esforço de pesquisa internacional. Os programas de conservação, incluindo a reprodução de espécies ameaçadas em cativeiro, salvaram alguns animais e plantas da extinção certa. Eles também aumentaram a sensibilidade do público para as questões ambientais e, algumas vezes, geraram polêmicas públicas.

Esses sucessos não teriam sido possíveis sem um consenso geral fundamentado em evidências produzidas pelo estudo científico do mundo natural. Compreender a ecologia não vai, por si só, resolver os nossos problemas ambientais, porque estes também têm dimensões políticas, econômicas e sociais. No entanto, quando contemplamos a necessidade de uma gestão global dos sistemas naturais, a nossa eficácia nesta empreitada depende criticamente de nossa compreensão da sua estrutura e funcionamento – uma compreensão que depende dos conhecimentos dos princípios da ecologia.

Este livro introduz o leitor no estudo da ecologia, construindo uma compreensão de todos os aspectos da disciplina. Começamos por olhar o nível individual, incluindo como as espécies se adaptaram aos desafios dos ambientes aquáticos e terrestres. Então, exploraremos o tema da evolução, incluindo como as espécies desenvolveram várias estratégias para o acasalamento, a reprodução e a vida em grupos sociais. Em seguida, passaremos para o nível da população com uma discussão da distribuição, crescimento e dinâmica das populações no espaço e no tempo. Com uma sólida compreensão das populações, passaremos a analisar interações entre espécies, comunidades e ecossistemas. Finalmente, consideraremos a ecologia no nível global e investigaremos os padrões de biodiversidade e conservação.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

LONTRA MARINHA DA CALIFÓRNIA

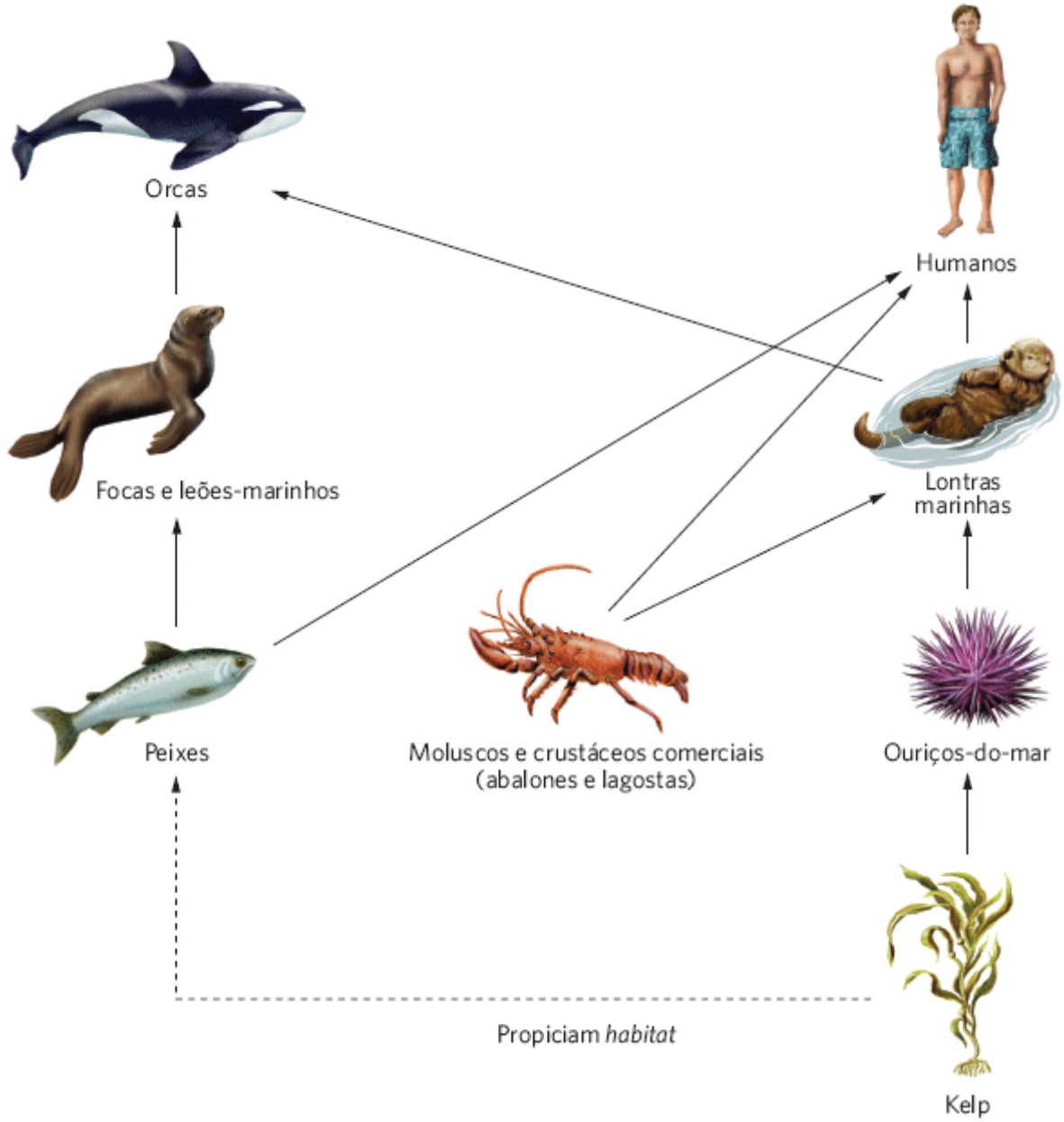
Lontra marinha da Califórnia. Este mamífero marinho, anteriormente abundante, sofreu grandes flutuações em suas populações como resultado das atividades humanas nos últimos três séculos. (Fotografia de Neil A. Fisher.)

No fim de cada capítulo, queremos refletir sobre os temas abordados e explorar como esses assuntos estão interligados. Neste primeiro capítulo, examinamos uma ampla gama de tópicos, incluindo a hierarquia das perspectivas na ecologia, os princípios biológicos e físicos que regem os sistemas naturais, a variedade de papéis que desempenham diferentes espécies, as múltiplas abordagens para estudar a ecologia, e a influência dos humanos sobre os sistemas ecológicos. Para ajudá-lo a ver como esse tópico se interconecta, vamos analisar um estudo de caso da lontra marinha (*Enhydra lutris*) ao largo da costa do Pacífico. Os humanos têm afetado as populações da lontra marinha por centenas de anos; várias abordagens científicas têm sido adotadas para entender esses impactos e ajudar a revertê-los.

A lontra marinha já foi abundante, com uma distribuição geográfica que se estendia em torno dos limites do Pacífico norte, desde o Japão até o Alasca, e para baixo até a *Baja California*. No entanto, nos anos 1700 e 1800, a caça intensa de lontras para obtenção de peles reduziu a população à beira da extinção, e a indústria de peles posteriormente entrou em colapso. Quando uma população pequena foi descoberta ao largo da costa central da Califórnia na década de 1930, as lontras foram colocadas sob proteção. Em consequência, a população aumentou para vários milhares de indivíduos na década de 1990, embora, em anos mais recentes, a lontra tenha novamente experimentado declínios populacionais. Essas mudanças no tamanho das populações de lontras criaram uma oportunidade para os cientistas examinarem um experimento natural em ação.

Os ecólogos rapidamente perceberam que, para entender as causas e as consequências das flutuações da abundância da lontra marinha, eles precisavam usar uma variedade de abordagens ecológicas, desde o indivíduo até o ecossistema. Adotando uma abordagem individual, os ecólogos estabeleceram que a lontra marinha era um predador de uma ampla gama de espécies de presas, incluindo abalone, lagostas, peixes pequenos, caranguejos, ouriços-do-mar e pequenos moluscos. Dentre essas presas, observações de comportamento alimentar da lontra revelaram que elas preferem presas como abalone, uma grande espécie de gastrópode marinho. Elas só comem outras pequenas espécies de moluscos quando sua presa preferencial torna-se rara.

Uma vez que os cientistas compreenderam o nicho da lontra marinha, puderam ser mais capazes de protegê-la. No entanto, nem todo mundo estava satisfeito com o ressurgimento de lontras marinhas na década de 1990. Os pescadores da Califórnia ficaram aborrecidos; eles argumentaram que a crescente população de lontras causaria uma mudança dramática na comunidade marinha, incluindo uma redução drástica das populações de peixes com valor comercial, abalones e lagostas espinhosas – todos pescados para consumo humano. No entanto, os cientistas que adotaram uma abordagem de comunidades em ecologia descobriram que um aumento da população de lontras também estava tendo outros efeitos dramáticos sobre a comunidade marinha. Por exemplo, o consumo pela lontra de ouriços-do-mar – invertebrados marinhos que comem *kelps* – estava causando um aumento nas *kelps* (Figura 1.8). Estas podem ser coletadas para produção de fertilizantes, alimentos e produtos farmacêuticos. Assim, a crescente população de lontras causou a redução de ouriços-do-mar, o aumento das populações de *kelps* e o aumento da coleta comercial de *kelps*. Em resumo, o aumento nas *kelps* também proporcionou um refúgio para peixes jovens contra os predadores e um lugar que pudessem se alimentar. Assim, a lontra marinha desempenha um papel fundamental na determinação da composição da comunidade de ecossistemas marinhos costeiros.



Lontras marinhas e as espécies com as quais interagem. Uma vez que os cientistas determinaram as principais espécies no oceano que afetaram a abundância de populações de lontra, eles puderam protegê-las melhor da extinção.

Na década de 1990, a população de lontras marinhas misteriosamente começou a declinar. Para entender esse declínio, os cientistas usaram abordagens de indivíduo, comunidade e de ecossistema. Em 1998, os pesquisadores mostraram que as populações de lontras nas proximidades das Ilhas Aleutas, no Alasca, tinham declinado vertiginosamente durante a década de 1990. O motivo foi que as baleias assassinas, ou orcas (*Orcinus orca*), que anteriormente não atacavam lontras, tinham começado a chegar perto da costa, onde consumiam grande número de lontras. Por que as baleias assassinas adotaram esse novo comportamento? Os pesquisadores apontaram que as populações das principais presas das baleias assassinas – focas e leões-marinhos – colapsaram durante o mesmo período, talvez induzindo as baleias a caçar as lontras como uma fonte alternativa de alimento. Por que as focas e leões-marinhos declinaram? Neste momento, só podemos especular, mas intensas pescarias humanas reduziram os estoques de peixes explorados pelas focas a níveis baixos o bastante para ameaçar seriamente as populações de focas.

Também houve quedas nas populações de lontras ao longo da costa da Califórnia. Inicialmente, o declínio nas lontras marinhas foi atribuído ao uso de redes ao longo da costa que, inadvertidamente, matou lontras em números substanciais. Uma legislação posterior deslocou a pesca para longe da costa, a fim de ajudar a proteger as lontras. Nessa mesma região, as lontras também estavam morrendo de infecções por dois parasitas protistas, *Toxoplasma gondii* e *Sarcocystis neurona*, os quais causam uma inflamação letal do cérebro. Em 2010, por exemplo, 40 lontras marinhas mortas e moribundas foram encontradas perto de Morro Bay, Califórnia, e 94% estavam infectadas com *S. neurona*. Essa foi uma observação surpreendente, porque os únicos hospedeiros conhecidos desses parasitas são gambás (*Didelphis virginiana*) e várias espécies de gatos. Considerando que esses mamíferos vivem na terra, como é que as lontras marinhas foram infectadas?

Cientistas formularam hipóteses de ligações entre os ecossistemas terrestres e marinhos que estão possibilitando que os parasitas infectem as lontras marinhas. Até hoje, duas ligações em potencial têm sido sugeridas. Em primeiro lugar, gatos que passam muito tempo fora das casas defecam na terra e suas fezes contêm os parasitas; quando chove, os parasitas são carregados para córregos e rios locais e, por fim, encontram seu caminho até o oceano. Em segundo lugar, quando os humanos utilizam a descarga para descartar fezes e areia para gatos no vaso sanitário para o sistema de esgoto, as águas poluídas acabam por chegar ao oceano. Embora experimentos de manipulação tenham descoberto que os protistas não infectam invertebrados marinhos nem causam a doença, os invertebrados podem transportar os parasitas em seus corpos, inadvertidamente, ao se alimentar. Quando invertebrados infestados por parasitas são consumidos por lontras, estas se infectam. Nova

pesquisa indica que abalones não são hospedeiros dos parasitas; enquanto pequenos moluscos marinhos são. Assim, quando as lontras têm abundância de seu alimento preferido, como o abalone, elas apresentam baixo risco de serem infectadas pelo parasita mortal. No entanto, quando o abalone se torna escasso, as lontras são forçadas a se alimentar de pequenos moluscos que carregam o parasita, o que aumenta drasticamente o risco de infecção e morte.

A história da lontra marinha destaca a importância de compreender a ecologia a partir de múltiplas abordagens, utilizando experimentos tanto de manipulação quanto naturais. Ela também ressalta os múltiplos papéis que as espécies podem desempenhar nas comunidades e ecossistemas, e como os humanos podem influenciar dramaticamente o resultado. Esse entendimento pode então ser usado para tomar medidas para reverter os impactos negativos no ambiente. No caso da lontra marinha, campanhas de educação agora encorajam o público a manter seus gatos dentro de casa e descartar a areia para gatos no lixo, em vez de jogá-la no vaso sanitário.

Fontes: Johnson CK *et al.* Prey choice and habitat use drive sea otter pathogen exposure in a resource-limited coastal system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2009;106:2242-2247.
Miller MA. A protozoal-associated epizootic impacting marine wildlife: Mass mortality of southern sea otters (*Enhydra lutris nereis*) due to *Sarcocystis neurona* infection. *Veterinary Parasitology* 2010;172:183-194.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Os sistemas ecológicos existem em uma organização hierárquica.** A hierarquia começa com organismos individuais e move-se por níveis mais elevados de complexidade, incluindo populações, comunidades, ecossistemas e a biosfera. Em cada um desses níveis, os ecólogos estudam diferentes tipos de processos.

■ **Os sistemas ecológicos são governados por princípios físicos e biológicos.** Esses princípios incluem a conservação da matéria e da energia, estados de equilíbrio dinâmico, uma demanda para gastar energia, e a evolução de novos fenótipos e novas espécies.

■ **Diferentes organismos desempenham diversos papéis nos sistemas ecológicos.** Os grandes grupos de organismos são as plantas, os animais, os fungos, os protistas e as bactérias. Esses organismos estão envolvidos em inúmeras interações entre espécies, incluindo competição, predação, mutualismo e comensalismo. Cada organismo vive em *habitats* específicos e tem um nicho definido.

■ **Os cientistas usam várias abordagens para estudar a ecologia.** Assim como todos os cientistas, os ecólogos usam o método científico para desenvolver e testar hipóteses. O teste de hipóteses próximas e finais pode ser realizado por meio de experimentos de manipulação, experimentos naturais ou modelos matemáticos.

■ **Os humanos influenciam os sistemas ecológicos.** O rápido crescimento da população humana nos últimos dois séculos aumentou a influência humana em sistemas ecológicos, principalmente como resultado dos recursos consumidos e rejeitos produzidos.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. O que é ecologia?

2. Por que os ecólogos consideram tanto os indivíduos quanto os ecossistemas como sistemas ecológicos?

3. Quais são os processos únicos que são examinados ao adotar as abordagens de indivíduo, de população, de comunidade e de ecossistema para estudar ecologia?

4. Descreva como sistemas ecológicos são regidos por princípios gerais físicos e biológicos.

5. Como se diferem as fontes de aquisição de energia por plantas, animais e fungos?

6. Compare e confronte as diferenças de *habitat* de um organismo e seu nicho.

7. No Hemisfério Norte, muitas espécies de aves voam para o sul durante os meses de outono. Proponha uma hipótese proximal e uma final para esse comportamento.

8. Quando as manipulações experimentais são conduzidas para testar uma hipótese, qual é a finalidade de incluir um controle?

9. De que modo os experimentos de manipulação diferem dos experimentos naturais?

10. Como o nosso conhecimento dos sistemas ecológicos pode ajudar os humanos a gerenciar esses sistemas?

*N.R.T.: Ou óleo, ou gás natural, ou queima de qualquer outro combustível fóssil, na verdade. O carvão é citado aqui porque o autor é americano.

CAPÍTULO 2

Adaptações a Ambientes Aquáticos

Orca. As baleias modernas, como esta orca (*Orcinus orca*) nadando ao largo da costa da Colúmbia Britânica, no Canadá, têm diversas adaptações que as capacitam viver em seu ambiente aquático. (Fotografia de Thomas Kitchin & Vict/All Canada Photos/SuperStock.)

A Evolução das Baleias

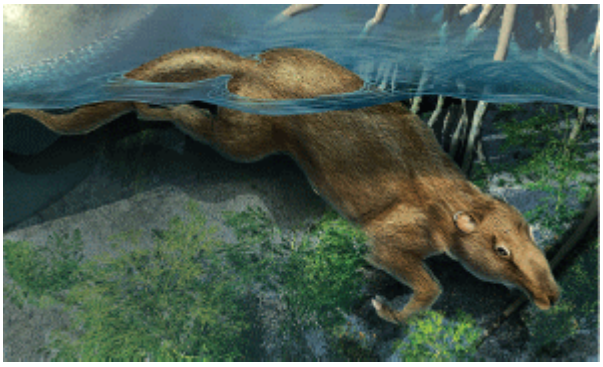
A vida na Terra começou na água. Das muitas espécies que vivem na água, algumas das mais carismáticas são as baleias (um grupo particularmente bem-adaptado à vida aquática). Surpreendentemente, o ancestral das baleias modernas pode ser rastreado até um mamífero terrestre aparentado com o gado, os porcos e os hipopótamos. A princípio, os cientistas propuseram uma relação evolutiva entre as baleias e esse grupo de mamíferos terrestres em 1883, com base em observações de similaridades em seus esqueletos. Na década de 1990, a tecnologia de DNA revelou que os grupos estão relacionados geneticamente. Em 2007, os cientistas descobriram uma ligação crítica entre hipopótamos e baleias: os ossos fossilizados de um grande mamífero terrestre, até então desconhecido, que pode ter passado pelo menos uma parte do seu tempo na água. Os cientistas especulam que nos 50 a 60 milhões de anos subsequentes, a seleção imposta pelo ambiente aquático levou à evolução da baleia como a conhecemos atualmente.

As baleias modernas evoluíram a partir de inúmeras adaptações para a vida aquática. Um dos desafios mais óbvios é a capacidade de nadar de maneira eficiente. Por exemplo, a orca é capaz de nadar até 48 quilômetros por hora. Essas

velocidades são possíveis apenas com um corpo altamente hidrodinâmico. Ao longo do tempo evolutivo, a seleção natural teria favorecido quaisquer indivíduos que tivessem um corpo mais hidrodinâmico, incluindo organismos com membros posteriores reduzidos. Nas baleias modernas, é possível encontrar em seu corpo minúsculos remanescentes de ossos dos membros posteriores. Durante o curso da história evolutiva da baleia, os ouvidos foram internalizados; não se sabe se isso foi devido à seleção para um corpo hidrodinâmico ou por alguma outra razão, mas o resultado gerou um corpo mais hidrodinâmico.

> **"Surpreendentemente, o ancestral das baleias modernas pode ser rastreado até um mamífero terrestre aparentado com o gado, os porcos e os hipopótamos."**

A obtenção de oxigênio é outro desafio para as baleias, pois elas precisam mergulhar por longos períodos em busca de comida. Ao longo do tempo, houve uma mudança evolutiva na posição das narinas da frente para a parte de cima da cabeça. Enquanto os cientistas não tiverem certeza das forças seletivas que causaram essa alteração, uma hipótese é que a mudança na posição das narinas pode ter sido favorecida ao longo do tempo, para que a baleia moderna possa pegar mais facilmente uma lufada de ar ao subir à superfície. Além disso, as baleias podem segurar a respiração por longos períodos. Os cachalotes, por exemplo, mergulham a profundidades de 500 m e podem ficar submersos por mais de 1 h, enquanto buscam por peixes, lulas e outros alimentos. Durante um mergulho, o cachalote depende do oxigênio armazenado em seu corpo. Pode ser surpreendente a descoberta de que muito pouco desse oxigênio fica nos pulmões; a maioria está ligada à hemoglobina no sangue ou a uma molécula de armazenamento de oxigênio semelhante (a mioglobina) nos músculos. Debaixo da água, as baleias reduzem seu metabolismo diminuindo o fluxo sanguíneo para órgãos não vitais (p. ex., pele, vísceras, pulmões e rins); enquanto o fluxo sanguíneo é mantido para o cérebro e para o coração de modo contínuo. Consequentemente, durante um mergulho, a temperatura de todos os órgãos cai (com exceção de alguns poucos), o batimento cardíaco diminui, e assim a demanda por oxigênio é reduzida.



Ancestral da baleia. O ancestral das baleias modernas, no gênero *Indohyus*, era um animal terrestre que passava parte de seu tempo na água. Com o tempo, seus descendentes desenvolveram inúmeras adaptações para viver na água, que são encontradas nas baleias modernas.

Regular a temperatura corporal é ainda outro desafio. Uma vez que a perda de calor ocorre muito mais rápido na água que no ar, uma espessa camada de gordura sob a pele age como isolamento na maioria dos mamíferos oceânicos que vivem em águas frias. Assim como um casaco quente, esse isolamento retarda a perda de calor gerada por seus órgãos internos. As baleias também mantêm uma taxa metabólica mais elevada que os mamíferos terrestres de tamanho similar, e isso ajuda a gerar calor extra. A estrutura vascular da baleia também auxilia nessa função; as veias e as artérias das nadadeiras e da cauda da baleia estão próximas umas das outras. Isso possibilita que o sangue arterial quente que viaja para fora do coração transfira calor para o sangue mais frio nas veias adjacentes, à medida que ele retorna das extremidades da baleia.

A evolução da baleia ocorreu ao longo de um período de 50 milhões de anos. As forças seletivas que atuaram durante esse tempo não podem ser conhecidas com certeza, mas os fósseis encontrados até o momento sugerem que um mamífero terrestre ancestral lentamente desenvolveu diversas adaptações que deram origem às baleias modernas. Neste capítulo, examinaremos os desafios impostos para se viver em um ambiente aquático: as propriedades da água; a necessidade de equilibrar as concentrações de sal e água; a circulação de gases, incluindo o dióxido de carbono e o oxigênio; e a vasta gama de temperaturas que podem existir. Veremos como os organismos desenvolveram adaptações que atendem esses desafios e possibilitam que as espécies persistam no mundo aquático.

Fontes: Valley of the Whales, National Geographic Magazine (2010), http://ngm.nationalgeographic.com/2010/08/whale-evolution/mueller-text/8.
Whales descended from tiny deer-like ancestors, ScienceDaily (2007), http://www.sciencedaily.com/releases/2007/12/071220220241.htm).

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A água tem muitas propriedades favoráveis à vida.
- Ambientes aquáticos desafiam o equilíbrio de água e sal em animais.
- A assimilação de gases da água é limitada pela difusão.
- A temperatura limita a ocorrência da vida aquática.

▶ Os cientistas geralmente concordam que a vida começou no oceano, e que as primeiras formas eram bactérias simples. Durante milhões de anos, essas bactérias deram origem a uma incrível diversidade de organismos, muitos dos quais ainda vivem na água. Outras espécies, como no caso da baleia, evoluíram para formas terrestres que, mais tarde, evoluíram de volta à vida no oceano. Neste capítulo, começamos uma exploração da ecologia no nível individual, examinando as maneiras pelas quais as propriedades da água suportam e restringem os organismos aquáticos e, assim, direcionam a evolução das adaptações.

A água tem muitas propriedades favoráveis à vida

A água é abundante na maior parte da superfície da Terra. No intervalo de temperatura no qual os organismos normalmente a encontram, ela é líquida. Como a água tem também uma imensa capacidade para dissolver compostos inorgânicos, é um excelente meio para os processos químicos dos sistemas vivos. De fato, é difícil imaginar uma forma de vida que poderia existir sem água. Nesta seção, será observado como a água torna a vida possível, incluindo suas propriedades térmicas, densidade e viscosidade, e sua função como um solvente para os nutrientes inorgânicos.

PROPRIEDADES TÉRMICAS DA ÁGUA

Na Terra, a água pode ser encontrada dos seguintes modos: sólido (gelo), líquido e gás (vapor de água). Nenhuma outra substância comum é líquida sob a maioria das condições na superfície da Terra. A água pura (não contendo quaisquer minerais dissolvidos ou outros compostos) torna-se um sólido abaixo de 0°C e um gás acima de 100°C no nível do mar. Em altitudes mais elevadas, o ponto de congelamento da água muda muito pouco, mas o ponto de ebulição pode estar vários graus abaixo.

Quando a água contém compostos dissolvidos (p. ex., sais), a sua temperatura de congelamento cai abaixo de 0°C. É por isso que sais são aplicados em estradas cobertas de neve ou gelo; eles permitem que o gelo e a neve derretam em temperatura inferior do que o fariam normalmente. Compostos dissolvidos também aumentam o ponto de ebulição da água acima de 100°C.

A água permanece líquida sob um amplo intervalo de temperaturas, de 0 a 100°C. A temperatura da água mantém-se relativamente constante quando o calor é removido ou adicionado rapidamente, como pode acontecer na interface ar–água, ou na superfície de um organismo, como na superfície de uma baleia no oceano. Isso ocorre porque a água tem um elevado calor específico, que é a quantidade de calor necessária para elevar sua temperatura em 1°C.

A água também resiste à mudança de um estado para outro. Por exemplo, para elevar a temperatura de 1 kg de água líquida de 1°C, é necessária a adição de 1 caloria de calor. No entanto, converter 1 kg de água líquida em vapor de água requer a adição de 540 calorias de calor. Do mesmo modo, reduzir a temperatura de 1 kg de água no estado líquido em 1°C exige a remoção de 1 caloria de calor, mas converter aquela mesma quantidade de água líquida em gelo exige a remoção de 80 calorias. Em suma, a água líquida é muito resistente às mudanças de estado, o que ajuda a evitar que grandes corpos de água se congelem durante o inverno. Além disso, como a água transfere calor rapidamente, o calor tende a se espalhar uniformemente através de um corpo de água, o que também retarda alterações locais na temperatura.

Outra propriedade térmica curiosa e fortuita da água é a maneira pela qual ela muda sua densidade em função das mudanças na temperatura. A água alcança sua maior densidade (ou seja, suas moléculas ficam mais densamente juntas) a 4°C. Acima e abaixo de 4°C, as moléculas de água ficam menos agrupadas, tornando-a menos densa; abaixo de 0°C, a água pura é transformada em gelo, que é menos denso que a água líquida, como mostra a Figura 2.1. Como resultado da sua baixa densidade, o gelo flutua na superfície da água líquida. Isso significa que os lagos que passam por invernos muito frios geralmente têm uma camada de água a 4°C no fundo. Acima dessa camada, a temperatura da água é inferior a 4°C e, no topo, haverá uma camada de gelo.

As propriedades térmicas incomuns da água são especialmente importantes para as plantas e os animais aquáticos. Em grandes corpos de água contendo água doce, como os lagos, o fundo do lago não congela, em parte por causa do isolamento que o gelo fornece em relação às temperaturas do ar muito frio acima. O sal na água do mar diminui o ponto de congelamento da água bem abaixo de 0°C, o que impede o congelamento dos oceanos. Em ambos os casos, a água disponível oferece um refúgio para os organismos durante os períodos de temperaturas frias.

DENSIDADE E VISCOSIDADE DA ÁGUA

As adaptações dos organismos aquáticos muitas vezes exploram a densidade e a viscosidade da água. Por exemplo, os animais e as plantas são compostos de ossos, proteínas, e outros materiais que são um pouco mais densos que a água salgada, e muito mais densos que a água doce. No entanto, os organismos podem também conter gorduras e óleos que são menos densos que a água. Em alguns casos, eles também contêm bolsas de ar, como os pulmões das baleias que foram descritas no início deste capítulo. A combinação dos materiais que compõem o corpo de um animal e a presença de bolsas de ar determina se um organismo irá flutuar ou afundar na água.

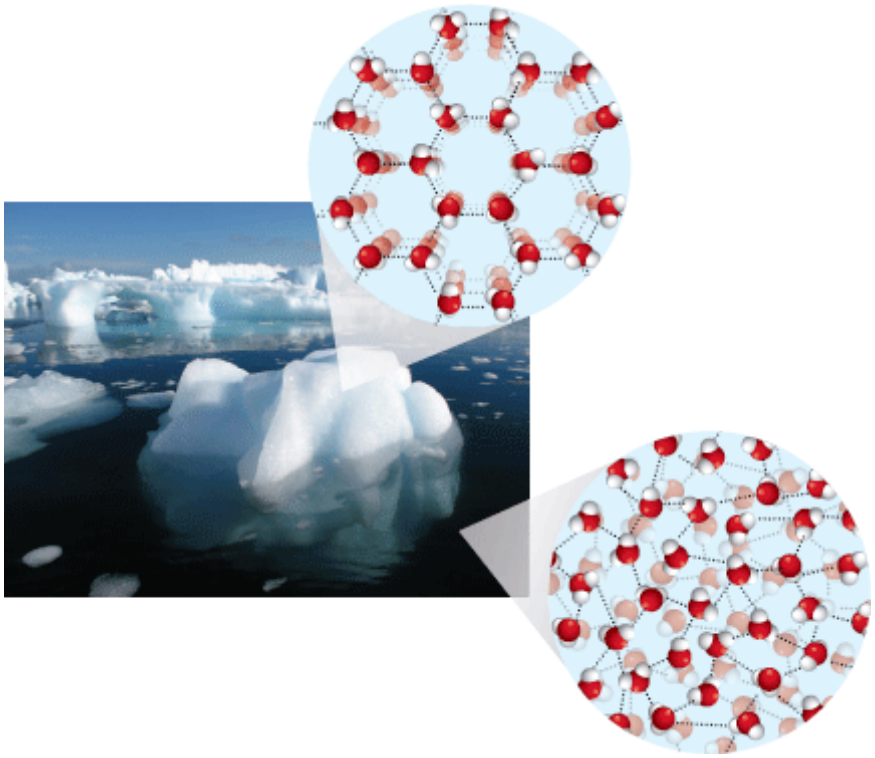


Figura 2.1 Densidade da água. À medida que a água esfria, as moléculas se contraem e tornam-se mais densas. Abaixo de 4°C, elas começam a se expandir e ficam menos densas. Abaixo de 0°C, a água pura é convertida em gelo, que é ainda menos denso. Como resultado da sua densidade mais baixa, o gelo flutua na superfície da água líquida. (Fotografia de Zoonar/Christa Kurtz/age fotostock.)

Para os organismos que são mais densos que a água circundante, uma variedade de adaptações pode reduzir a densidade de um organismo ou retardar a sua taxa de afundamento. Por exemplo, muitas espécies de peixes têm uma bexiga natatória preenchida com gás que pode ajustar em tamanho para tornar a densidade do corpo do peixe igual à da água circundante. Os mergulhadores humanos usam esse mesmo conceito quando vestem coletes infláveis cheios de ar, que ajudam a nivelar com a densidade da água. Os mergulhadores podem adicionar ar ao colete, o que lhes permite flutuar na superfície da água. Alternativamente, os mergulhadores podem liberar alguma quantidade do ar para equilibrar com a densidade da água de modo que eles nem flutuem e nem afundem, ou liberar ar para afundar. Algumas grandes *kelps*, como as mostradas na Figura 1.8, têm vesículas cheias de ar que auxiliam suas folhas laminares a flutuar em direção às águas superficiais iluminadas pelo Sol. As baleias citadas anteriormente tornam-se flutuantes quando aspiram uma lufada de ar; no entanto, uma liberação lenta de bolhas de ar irá ajudá-las a afundar a uma determinada profundidade desejada. Na outra extremidade do espectro de tamanho, muitas das algas unicelulares microscópicas que flutuam em grandes populações nas águas superficiais dos lagos e oceanos usam gotículas de óleo como dispositivos de flutuação (Figura 2.2). Como os óleos são menos densos que a água, as algas podem usá-las para ajudar a compensar sua tendência natural em afundar.

Os organismos aquáticos também apresentam adaptações para lidar com a alta viscosidade da água. A viscosidade é tecnicamente definida como a resistência de um fluido em ser deformado por uma tensão, mas pode-se pensar na viscosidade como a medida que a espessura de um fluido assume quando objetos encontram resistência enquanto se movem através dele. Como resposta à vida na água, animais aquáticos que se deslocam em movimentos rápidos (p. ex., peixes, pinguins e baleias) desenvolveram formas altamente hidrodinâmicas, que reduzem o arrasto causado pela alta viscosidade da água e outros fatores (Figura 2.3). A viscosidade da água é maior em águas frias que em águas quentes, o que pode tornar mais difícil a natação em águas frias. O movimento na água é ainda mais difícil para animais menores. No entanto, a mesma alta viscosidade que impede o progresso de organismos minúsculos quando nadam na água também impede que afundem. Uma vez que esses organismos são ligeiramente mais densos que a água, são propensos a afundar devido à força

da gravidade. Para aproveitar a viscosidade da água, muitos animais marinhos minúsculos desenvolveram apêndices filamentosos longos que causam maior arrasto na água. Os apêndices funcionam como um paraquedas que retarda a queda de um corpo através do ar (Figura 2.4).

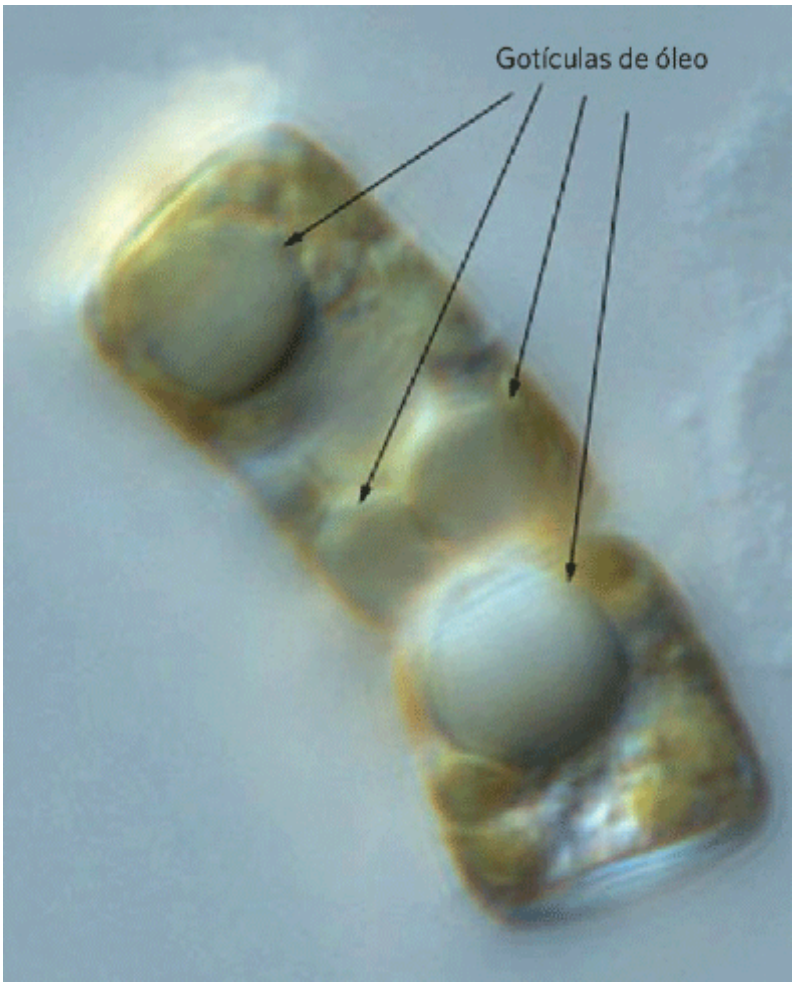


Figura 2.2 Adaptação à densidade da água. Estas algas (*Cyclotella cryptica*) são capazes de flutuar perto da superfície da água usando gotículas de óleo que apresentam uma densidade mais baixa que a da água. (Fotografia de Bigelow Laboratory National Center for Marine Algae and Microbiota.)

NUTRIENTES INORGÂNICOS DISSOLVIDOS

Tanto os organismos aquáticos quanto os terrestres precisam de diversos nutrientes para construir as estruturas biológicas necessárias à manutenção dos processos vitais. Grandes quantidades de hidrogênio, carbono e oxigênio são necessárias para construir a maioria dos compostos encontrados nos organismos. O nitrogênio, o fósforo e o enxofre são usados na construção de proteínas, ácidos nucleicos, fosfolipídios e ossos. Outros importantes nutrientes (incluindo potássio, cálcio, magnésio e ferro) desempenham papéis importantes como solutos e como componentes estruturais de ossos, células de plantas lenhosas, enzimas e clorofila. Certos organismos precisam de outros nutrientes em menor quantidade; as diatomáceas, por exemplo, são um grupo de algas que necessitam de sílica para construir as suas carapaças vítreas (Figura 2.5). Do mesmo modo, algumas espécies de bactérias necessitam do elemento molibdênio, que constitui parte da enzima utilizada para converter o nitrogênio da atmosfera (N_2) em amônia (NH_3).

Figura 2.3 Formas hidrodinâmicas. Organismos aquáticos, grandes, com movimentos rápidos como a barracuda (*Sphyraena*) desenvolveram formas altamente hidrodinâmicas para ajudá-los a se mover pela água altamente viscosa. (Fotografia de George Grall/National Geographic Stock.)

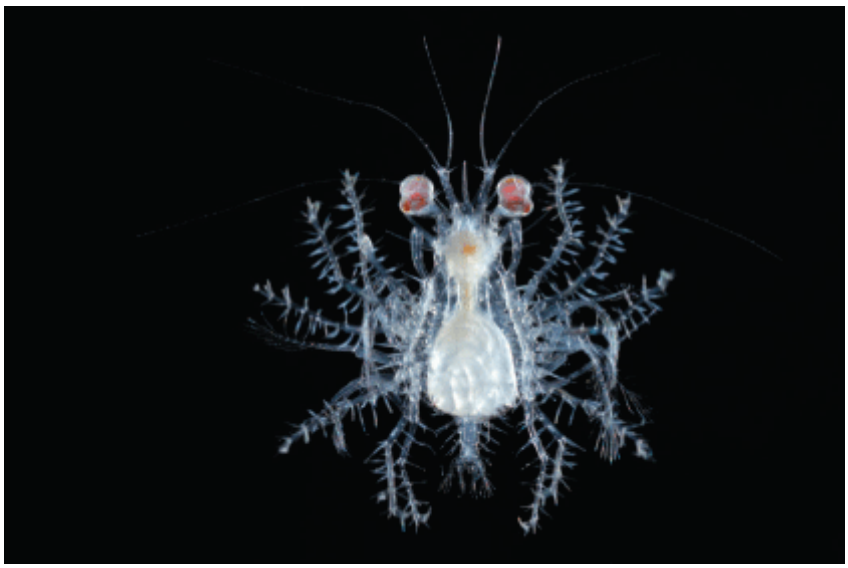


Figura 2.4 Adaptação à viscosidade da água. Alguns pequenos organismos aquáticos exploram a alta viscosidade da água desenvolvendo grandes apêndices, como as antenas e projeções em formato de pena deste minúsculo crustáceo marinho. Tais apêndices ajudam a desacelerar o movimento através da água viscosa, e assim retardar seu afundamento. (Fotografia de Solvin Zankl/naturepl.com.)

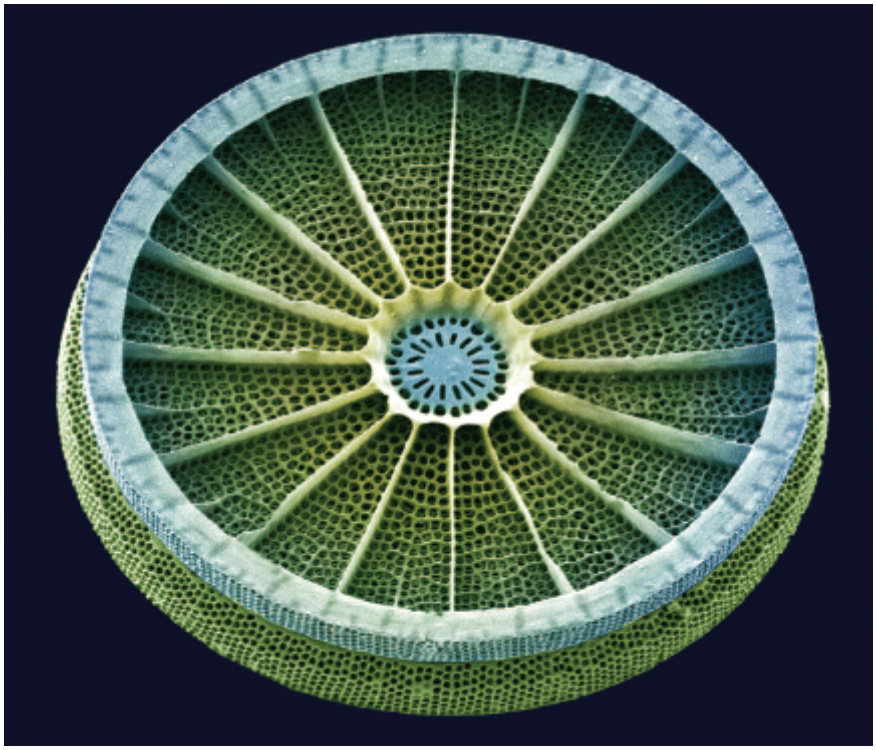


Figura 2.5 Uso de nutrientes inorgânicos. As diatomáceas, como esta espécie de *Arachnoidiscus*, são um tipo de alga que exige micronutrientes como a sílica para construir uma carapaça vítrea dura. A imagem está ampliada 175 vezes. (Fotografia de Steve Gschmeissner/Fonte Science.)

A solubilidade de minerais

A água é um solvente poderoso, com uma impressionante capacidade de dissolver substâncias, o que as torna acessíveis para os sistemas vivos. Em decorrência dessa propriedade, a água também fornece um meio no qual as substâncias podem reagir quimicamente para formar novos compostos.

A água atua como um solvente, devido à sua estrutura molecular. Como é possível ver na Figura 2.6, as moléculas de água consistem em um átomo de oxigênio no centro e dois átomos de hidrogênio ligados em um arranjo em formato de V. Esse arranjo resulta em um compartilhamento desigual de elétrons: o oxigênio no vértice da molécula de água tem uma carga ligeiramente negativa e as pontas com os hidrogênios, uma carga ligeiramente positiva. Quando as duas extremidades da molécula têm cargas opostas, dizemos que a molécula é *polar*. A água é uma molécula polar: a extremidade do oxigênio negativo é fortemente atraída para a extremidade positiva de hidrogênio de outra molécula próxima. Essas forças de atração são conhecidas como *pontes de hidrogênio*.

A natureza polar das moléculas de água também permite que sejam atraídas por outros compostos polares. Alguns compostos sólidos consistem em átomos eletricamente carregados, ou grupos de átomos, chamados de **íons**. Por exemplo, o sal de mesa comum (cloreto de sódio [NaCl]) contém os íons positivos de sódio (Na^+) e íons negativos de cloro (Cl^-). Na sua forma sólida, esses íons estão dispostos em uma rede cristalina; na água, no entanto, os íons carregados de sódio e cloro são atraídos pelas cargas das moléculas de água. Como mostrado na Figura 2.7, a atração desses íons para as moléculas de água é mais forte que a atração que sustenta a estrutura cristalina. Como resultado, quando o cloreto de sódio é adicionado à água, a sua estrutura cristalina se rompe, e as moléculas de água rodeiam os íons de sal. Em outras palavras, ao colocar sal na água, ele se dissolve. Essa capacidade de solvente da água não se restringe aos compostos iônicos como os sais; ocorre com qualquer composto polar, incluindo os vários tipos de açúcares que os organismos usam em geral. Por outro lado, a água não é um bom solvente para óleos e gorduras, porque estes são compostos apolares.

Íons Átomos ou grupos de átomos que são eletricamente carregados.

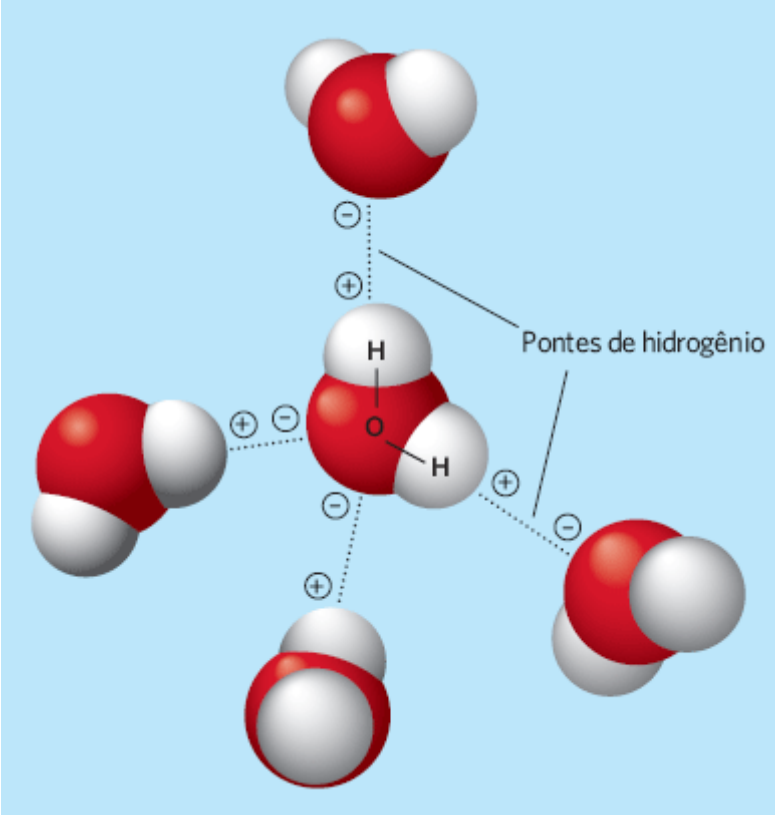


Figura 2.6 Moléculas de água. Devido à configuração das moléculas de água, elas têm carga negativa na ponta do oxigênio e positiva nas pontas dos hidrogênios. As forças de atração dessas cargas opostas, conhecidas como pontes de hidrogênio, possibilitam que moléculas de água sejam atraídas umas para as outras e para os íons carregados de outros compostos como sais e açúcares.

As propriedades solventes da água explicam a presença de minerais em córregos, rios, lagos e oceanos. Quando o vapor de água na atmosfera se condensa para formar nuvens, a água condensada na atmosfera é quase pura. No entanto, à medida que cai de volta à Terra em forma de chuva ou neve, a água adquire alguns minerais das partículas de poeira na atmosfera. A precipitação que atinge a terra entra em contato com rochas e solos, e dissolve alguns dos minerais contidos neles. Esses minerais adicionais são carreados para o oceano.

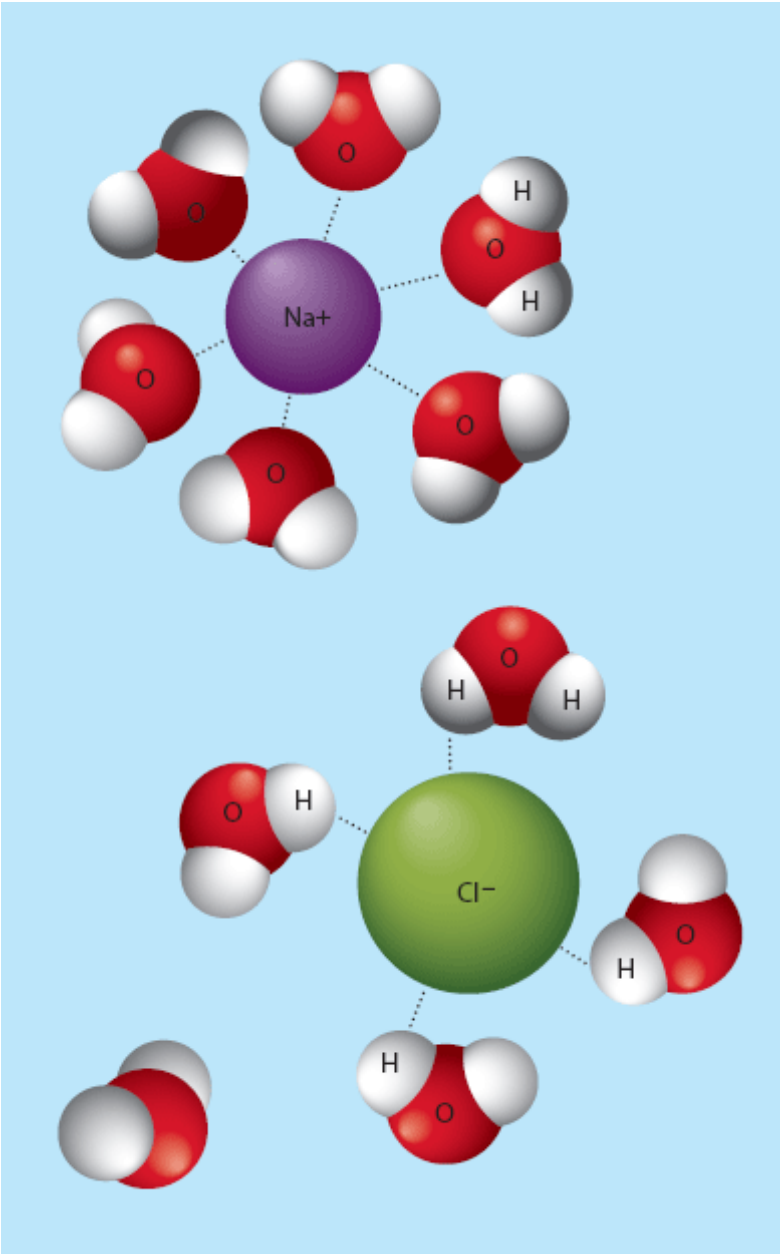


Figura 2.7 Dissolução de íons na água. Como as moléculas de água têm extremidades negativas e positivas, elas atraem os íons carregados positiva e negativamente, como os íons de sódio e cloro encontrados no cloreto de sódio. As forças de atração para as moléculas de água são mais fortes que as forças que sustentam o cristal, de modo que os íons se separam e ficam cercados por moléculas de água.

Na maioria dos lagos e rios, a água contém uma concentração de minerais dissolvidos de 0,01 a 0,02%; enquanto a água do oceano contém uma concentração de minerais dissolvidos de 3,4%. Os oceanos têm concentrações muito mais elevadas de sais minerais dissolvidos porque a água carregada de minerais entra nos oceanos, rios e córregos, e a evaporação constante da superfície do oceano remove somente água pura, deixando para trás os minerais. Ao longo de bilhões de anos, esse processo causou o aumento das concentrações de minerais nos oceanos.

Cada mineral tem um limite superior de solubilidade na água, conhecido como **saturação**. Tal limite costuma aumentar com temperaturas mais elevadas. Depois que um mineral atinge a saturação, a água não pode mais solubilizar o mineral que precipita na solução. Para alguns minerais, como o sódio, as concentrações do oceano estão muito abaixo da saturação. A maioria do sódio, que é carreado em bacias oceânicas, permanece dissolvida, e a sua concentração na água do mar continua a aumentar. Por outro lado, as concentrações de outros minerais nos oceanos geralmente ultrapassam suas concentrações de saturação. Por exemplo, os íons de cálcio (Ca^{+2}) prontamente combinam-se com o CO_2 dissolvido para formar o carbonato de cálcio ($CaCO_3$), o qual tem baixa solubilidade no oceano. Durante milhões de anos, o carbonato de cálcio em excesso, carreado para os oceanos dos córregos e rios, subsequentemente precipitou para o fundo da água. Esse carbonato de cálcio precipitado, combinado com o dos corpos de inúmeros organismos marinhos minúsculos, resultou em enormes sedimentos calcários (Figura 2.8). Hoje, esses sedimentos são importantes fontes de calcário para aplicações em construção, como blocos de pedra e concreto; para usos agrícolas, como fertilizantes; e para inúmeros processos industriais.

Íons de hidrogênio

Dentre as substâncias dissolvidas na água, os íons de hidrogênio (H^+) merecem menção especial, pois são extremamente reativos com outros compostos. Em água pura, uma pequena fração das moléculas de água (H_2O) se separa em íons hidrogênio (H^+) e íons hidróxido (OH^-). A concentração de íons de hidrogênio em uma solução é denominada como sua **acidez**. Esta é geralmente medida como o **pH**, definido como o logaritmo negativo da concentração de íons de hidrogênio (como medido em moles/ℓ, em que 1 mol = $6{,}02 \times 10^{23}$ moléculas):

Saturação Limite superior de solubilidade na água.

Acidez Concentração de íons de hidrogênio em uma solução.

pH Medida da acidez ou alcalinidade; definido como pH = –log (concentração de H^+).

Figura 2.8 Formação de sedimentos calcários. A adição contínua de minerais de cálcio nos oceanos a partir de correntes dos rios faz com que o cálcio se combine com CO_2 e se torne carbonato de cálcio. Uma vez que o carbonato de cálcio não é muito solúvel em água, ele precipita e forma sedimentos maciços ao longo de milhões de anos. Este local de sedimentos de calcário localizado em Victoria, na Austrália, esteve submerso, mas agora está acima da água em decorrência das mudanças na profundidade do oceano. (Fotografia de Phillip Hayson/Photo Researchers, Inc.)

$$\text{pH} = -\log (\text{concentração de } H^+)$$

Como é possível observar na escala de pH apresentada na Figura 2.9, a água que contém uma alta concentração de íons de hidrogênio tem um valor de pH baixo; enquanto a água contendo uma baixa concentração de íons de hidrogênio tem um alto valor de pH. Portanto, classificamos a água com valores de pH baixos como *ácidas*, águas com valor de pH médio de 7 como *neutras*, e águas com alto valor de pH como *básicas* ou *alcalinas*. Como será visto, chuva ou neve naturais podem variar muito no seu pH, em função da presença de diferentes compostos químicos na atmosfera que afetam o valor do pH.

Em razão de sua elevada reatividade, os íons de hidrogênio dissolvem minerais das rochas e dos solos, aumentando a propriedade natural de solvente da água. Por exemplo, na presença de íons de hidrogênio, o carbonato de cálcio encontrado no calcário dissolve-se facilmente, de acordo com a seguinte equação química:

$$H^+ + CaCO_3 \rightarrow Ca^{2+}\ HCO_3^-$$

Os íons de cálcio são importantes para os processos da vida, e sua presença em altas concentrações é vital para os organismos como caramujos, que formam conchas de carbonato de cálcio. De fato, os moluscos são menos abundantes em riachos e lagos que apresentam teores baixos de cálcio. Portanto, os íons de hidrogênio são essenciais para a mobilização de certos nutrientes disponíveis para os processos vitais. Em concentrações elevadas, no entanto, os íons de hidrogênio afetam negativamente as atividades da maioria das enzimas. Além disso, concentrações elevadas de íons de hidrogênio causam dissolução de muitos metais pesados na água. Tais metais, incluindo arsênio, cádmio e mercúrio, são altamente tóxicos para a maioria dos organismos aquáticos.

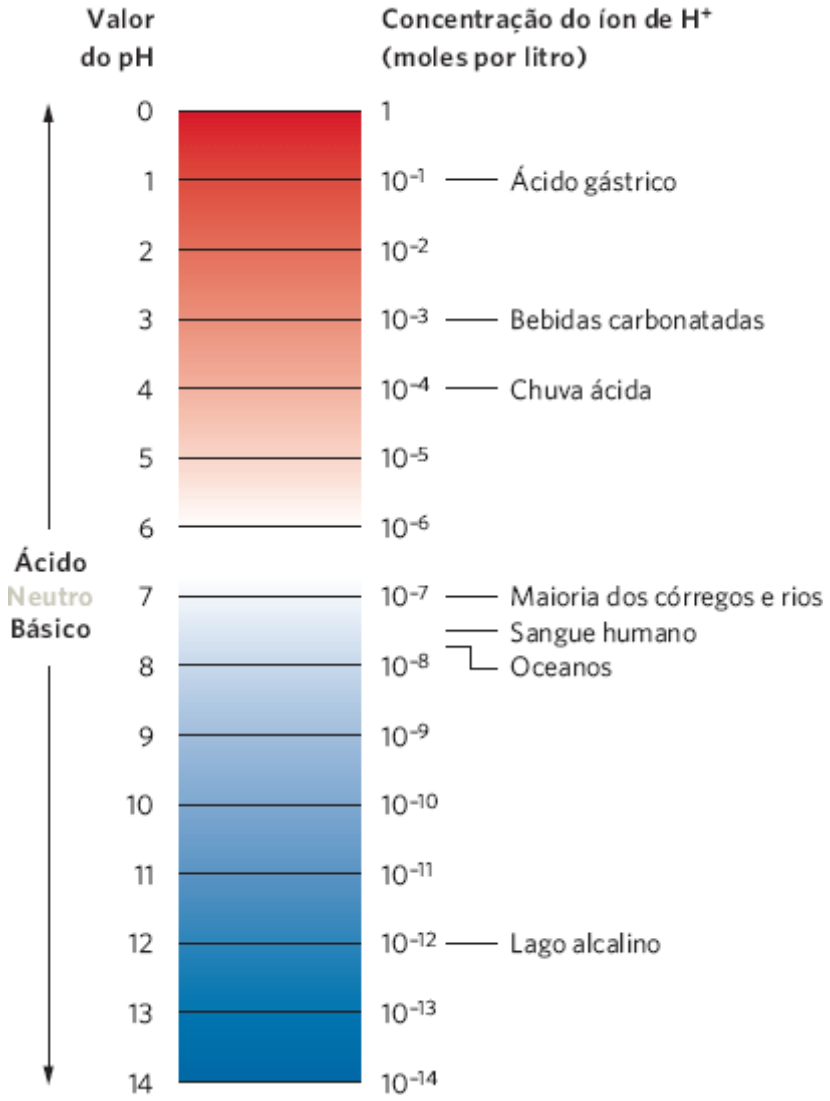


Figura 2.9 A relação entre o pH e a concentração de íons de hidrogênio na água. A escala de concentração de íons de hidrogênio ou pH se estende de 0 (muito ácido) a 14 (muito alcalino). O pH da chuva pode variar muito em todo o mundo.

A faixa normal de pH de lagos, córregos e áreas úmidas é entre 5 e 9; no entanto, alguns corpos de água podem ter valores de pH ainda mais baixos. Às vezes, as condições de pH mais baixas têm uma causa natural. Os brejos, por exemplo, são *habitat*s aquáticos com vegetação, como musgos do gênero *Sphagnum* que liberam íons H^+ na água e, assim, tornam a água mais ácida e inadequada para muitas outras espécies de plantas.

Outros corpos de água têm um pH baixo como resultado de influências humanas. Por exemplo, a liberação de dióxido de enxofre (SO_2) e dióxido de nitrogênio (NO_2) de instalações industriais alimentadas por carvão tornou-se um importante problema ambiental na década de 1960. Naquele tempo, os ecólogos na Rússia, China, norte da Europa, EUA e Canadá começaram a notar que muitos corpos de água estavam se tornando mais ácidos e menos adequados para inúmeras espécies de peixes e outros organismos aquáticos. Eles também notaram que as árvores estavam morrendo, principalmente nas florestas de pinheiros e abeto que existiam em altitudes elevadas nessas regiões do mundo.

Descobriu-se que as áreas com corpos de água mais ácidos e as árvores morrendo estavam a sota-vento das áreas industriais, com fábricas alimentadas a carvão, com altas chaminés. Anos de coleta de dados revelaram que os dióxidos de enxofre e nitrogênio, liberados na atmosfera por essas chaminés, foram convertidos em ácido sulfúrico e nítrico. Esses ácidos foram transportados pelo vento até chegar à superfície da Terra como **deposição ácida**, também conhecida como **chuva ácida**. A deposição ácida ocorre de duas maneiras: como gases e partículas que ficaram presos às plantas e ao solo (*deposição ácida seca*); e como chuva e neve (*deposição ácida úmida*). A deposição ácida reduzia o pH da precipitação e, como resultado, a água com baixo pH pouco usual estava entrando em córregos, lagos e florestas. A maioria das espécies aquáticas não tolera água com um pH inferior a 4, de modo que esses corpos de água tornaram-se tóxicos para muitos organismos aquáticos, que incluem insetos e peixes.

Nas florestas, a deposição ácida tem vários efeitos. Primeiro, ela retira o cálcio das acículas das coníferas como o pinheiro; ela também causa aumento da lixiviação dos nutrientes do solo requeridos por árvores, incluindo cálcio, magnésio e potássio. Finalmente, a deposição de ácido faz com que o alumínio se dissolva na água. Embora o alumínio ocorra naturalmente no solo, não é uma forma normalmente disponível para as plantas. O alumínio dissolvido pode afetar

negativamente a capacidade de uma planta em absorver os nutrientes. Conjuntamente, esses efeitos da deposição ácida tornam árvores mais suscetíveis aos efeitos nocivos de estresses naturais que incluem seca, doenças e temperaturas extremas. Em suma, embora as árvores não morram diretamente pela deposição ácida, elas se tornam mais suscetíveis a outras causas de morte. Como a deposição ácida interage com tantos outros agentes estressantes naturais, os cientistas reconhecem que ela tem contribuído para a morte de árvores na América do Norte, Europa e Ásia. No entanto, a complexidade dos efeitos interativos torna difícil estimar com precisão quanto da morte de árvores observada é diretamente atribuível à deposição ácida.

Uma vez que os cientistas entenderam as causas e as consequências da deposição ácida, começaram a buscar soluções. Nos EUA, a legislação exigiu a instalação de filtros de gases nas chaminés que forçam o fluxo por meio de uma suspensão de calcário e água, o que remove os gases. O uso desses filtros causou uma grande redução na quantidade de compostos ácidos liberados na atmosfera. A Agência de Proteção Ambiental dos EUA (USEPA) relata que, entre 1980 e 2010, as emissões de dióxido de enxofre diminuíram 79%. No final deste capítulo, em "Correlação dos conceitos | O declínio dos recifes de coral", é discutido outro exemplo de como a compreensão de problemas ambientais relacionados com o pH pode nos ajudar a desenvolver soluções eficazes.

Os animais e as plantas enfrentam o desafio de equilíbrio da água e sal

EQUILÍBRIO SALINO NOS ANIMAIS AQUÁTICOS

Você pode se surpreender ao saber que os animais em um ambiente aquático precisam de mecanismos especializados para manter a quantidade adequada de água em seus corpos. Para entender a razão, precisamos reconhecer que a água em torno de um animal aquático e a água dentro de seu corpo contêm substâncias dissolvidas, conhecidas como **solutos**. Estes afetam o movimento da água para dentro e para fora de um organismo. O movimento da água ocorre no nível celular, em que a água passa através das membranas celulares das regiões de baixa concentração de solutos para as regiões de alta concentração. Ao mesmo tempo, os solutos tentam se deslocar através das membranas para igualar suas concentrações. As membranas celulares geralmente não permitem a livre circulação de grandes moléculas de solutos como os carboidratos e a maioria das proteínas. As membranas que possibilitam a passagem de apenas determinadas moléculas (p. ex., água e pequenos íons e moléculas de solutos) são conhecidas como **membranas semipermeáveis**. As células são capazes de transportar íons e moléculas pequenas através de uma membrana contra um gradiente de concentração para manter as suas concentrações, em um processo conhecido como **transporte ativo**. Este gasta energia porque requer que a célula trabalhe contra o gradiente de concentração de solutos.

A diferença entre os solutos dentro e fora do corpo de um animal aquático dificulta manter a quantidade correta de água. O potencial osmótico produzido por uma solução aquosa depende da concentração do soluto, a qual é medida como o número de moléculas de soluto em um determinado volume de água. Quando a água no interior de uma célula tem uma concentração maior de solutos que a água do lado de fora, ela tenta mover-se para dentro da célula. Em contraste, quando a água no interior de uma célula tem uma concentração menor de solutos que a água no exterior, ela tenta mover-se para fora da célula. O movimento da água através de uma membrana semipermeável é chamado **osmose**. A força com a qual uma solução aquosa atrai a água por osmose é conhecido como o seu **potencial osmótico**, que é expresso em megapascals (MPa), uma unidade de pressão.

Deposição ácida Ácidos depositados como chuva e neve ou como gases e partículas que se unem às superfícies das plantas, do solo e da água. Também conhecida como **Chuva ácida**.

Soluto Substância dissolvida.

Membrana semipermeável Membrana que possibilita que apenas determinadas moléculas passem através dela.

Transporte ativo Movimento de moléculas ou íons através de uma membrana contra um gradiente de concentração.

Osmose Movimento da água através de uma membrana semipermeável.

Potencial osmótico A força com a qual uma solução aquosa atrai a água por osmose.

O desafio para a maioria dos animais aquáticos é que eles vivem em uma água com concentração de solutos que difere daquela em seus corpos. Se ingerem muitos solutos, devem se livrar do excesso; se ingerem poucos solutos, devem compensar o déficit. Manter determinada concentração de soluto no corpo é importante, visto que essas concentrações afetam a maneira como as proteínas interagem com outras moléculas. Em resumo, as concentrações de soluto alteradas

podem interromper as funções celulares. Como os solutos determinam o potencial osmótico dos líquidos corporais, os mecanismos que os organismos utilizam para manter o equilíbrio de soluto adequado são referidos como **osmorregulação**.

ADAPTAÇÕES EM ANIMAIS DE ÁGUA DOCE

Vimos que o equilíbrio hídrico de animais aquáticos está intimamente ligado às concentrações de sais e outros solutos em seus tecidos corporais e no ambiente. Os líquidos corporais dos vertebrados têm um potencial osmótico de aproximadamente –0,4 MPa. Em comparação, a água doce tem um potencial osmótico próximo de 0 MPa e a água do mar de –1,2 MPa. Os animais de água doce, tais como percas e trutas, que têm concentrações mais elevadas de solutos em seus tecidos que a água circundante, são denominados **hiperosmóticos** em relação ao seu ambiente de água doce.

Como a água e os solutos se movem na direção que irá igualar as concentrações de solutos em ambos os lados de uma membrana, um organismo hiperosmótico enfrenta um desafio constante: a água tenta entrar no seu corpo enquanto os solutos tentam sair. A Figura 2.10A mostra como um peixe hiperosmótico regula o equilíbrio de solutos em seus tecidos. Os peixes de água doce absorvem água continuamente, quando consomem alimentos e quando a osmose ocorre através da boca e das brânquias, que são os tecidos mais permeáveis expostos à água. O peixe responde a este influxo de água eliminando o excesso pela urina. Eles acrescentam solutos à corrente sanguínea usando suas células branquiais para ativamente transportar solutos da água para dentro do corpo. Além disso, seus rins removem íons de sua urina.

ADAPTAÇÕES EM ANIMAIS DE ÁGUA SALGADA

Animais de água salgada (p. ex., baleias, sardinhas e plâncton) têm menores concentrações de soluto em seus tecidos que a água circundante. Tais organismos são referidos como **hipo-osmóticos** em comparação com o seu ambiente de água salgada. Os hipo-osmóticos enfrentam um desafio constante para manter o equilíbrio de água e solutos em seus tecidos. Conforme mostrado na Figura 2.10B, a água tenta deixar seus corpos, e os solutos tentam entrar. Para compensar a perda de água, os animais de água salgada bebem grandes quantidades de água e liberam apenas pequenas quantidades de urina. Para neutralizar o influxo de acompanhamento dos solutos, o excesso é ativamente excretado para fora do corpo por meio dos rins e, no caso dos peixes, pelas brânquias.

Alguns tubarões e raias desenvolveram uma adaptação única em resposta ao desafio do equilíbrio de água em um ambiente de água salgada. Como todos os vertebrados, quando os tubarões e as raias digerem proteínas, eles produzem amônia como um subproduto, como mostrado na Figura 2.11. Os vertebrados aquáticos excretam amônia na urina, enquanto os terrestres geralmente convertem essa amônia em ureia, que depois é excretada em concentrações elevadas na urina. Curiosamente, os tubarões e as raias também convertem amônia em ureia, mas não a excretam totalmente. Ao contrário de vertebrados terrestres, que mantêm concentrações de ureia abaixo de 0,03% na corrente sanguínea, os tubarões e raias ativamente retêm ureia e permitem que sua concentração aumente para 2,5% em sua corrente sanguínea. A ureia retida aumenta o potencial osmótico do seu sangue em relação à água do mar sem qualquer aumento nas concentrações dos íons de sódio e cloro. Por conseguinte, a transferência de água pela superfície corporal do animal se equilibra com a água salgada do ambiente, sem qualquer ganho ou perda. Essa adaptação libera tubarões e raias de precisar beber água carregada de sais para repor a água perdida por osmose.

Osmorregulação Mecanismos que os organismos usam para manter o equilíbrio de soluto adequado.

Hiperosmótico Quando um organismo apresenta concentração mais elevada de soluto nos seus tecidos que a água circundante.

Hipo-osmótico Quando um organismo apresenta menor concentração de soluto nos seus tecidos que a água circundante.

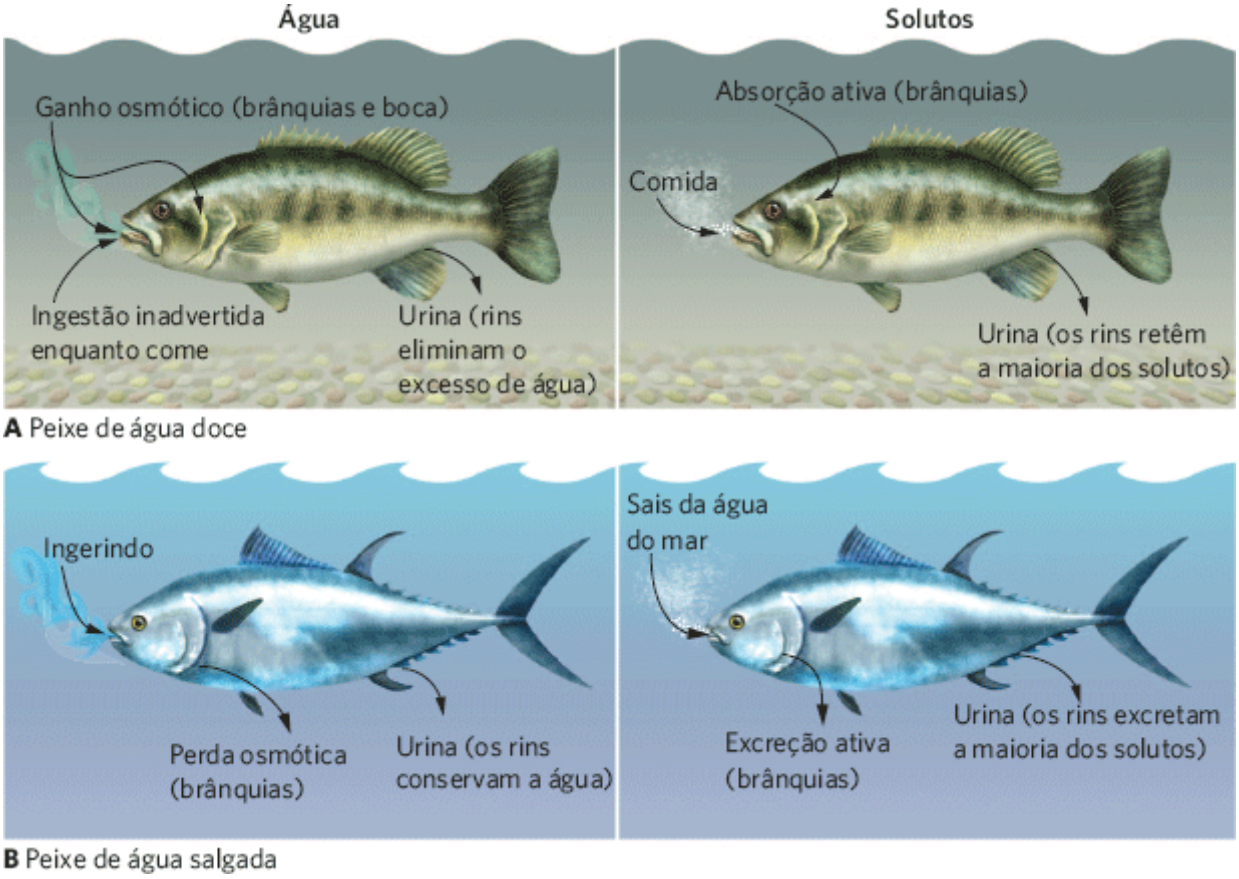


Figura 2.10 Osmorregulação em peixes. As trocas de água e solutos diferem entre peixes de água doce e de água salgada. **A.** Peixes de água doce são hiperosmóticos: apresentam maior concentração de sais em seus corpos que na água circundante. Para manter o equilíbrio de sais, devem excretar grandes quantidades de água e usar suas brânquias e rins para reter solutos ativamente. **B.** Os peixes de água salgada são hipo-osmóticos: apresentam menor concentração de sais em seu corpo que na água circundante. Para manter o equilíbrio de sais, devem excretar grandes quantidades de solutos; por isso, suas brânquias e rins excretam ativamente solutos.

As espécies de raias de água doce não acumulam ureia no sangue, embora sejam semelhantes aos seus primos marinhos em outros aspectos. Isso confirma a importância da ureia para a osmorregulação nas espécies de água salgada. A maioria dos vertebrados não retém muita ureia em sua corrente sanguínea, porque esta prejudica as funções das proteínas. No entanto, tubarões, raias e muitos outros organismos marinhos que usam a ureia para manter o equilíbrio de água dispõem de uma adaptação adicional: eles acumulam altas concentrações de um composto chamado óxido de trimetilamina para proteger as proteínas dos efeitos nocivos da ureia.

Figura 2.11 Adaptações ímpares para água salgada. Quando os vertebrados aquáticos digerem proteínas, produzem amônia como um subproduto. **A.** A maioria dos organismos aquáticos, como os golfinhos, excreta essa amônia presente na urina. **B.** Os tubarões e as raias convertem essa amônia em ureia e depois retêm parte da ureia em sua corrente sanguínea. O resultado é uma concentração de soluto mais alta, que ajuda a compensar o desafio de ser hipo-osmótico em água salgada.

Certos ambientes impõem desafios osmóticos incomuns. Por exemplo, as concentrações de sal em alguns corpos de água que ficam isolados do oceano excedem fortemente as concentrações ali contidas. Isto é particularmente comum em regiões áridas em que, devido ao fato de a evaporação superar a precipitação, concentrações muito elevadas de solutos se acumulam na água. O Great Salt Lake, em Utah, por exemplo, contém de 5 a 27% de sal, dependendo do nível da água; isso é até oito vezes mais sal que na água do mar. O potencial osmótico da água no Great Salt Lake (mais de –10 Mpa) faria com que a maioria dos organismos murchasse. No entanto, algumas criaturas aquáticas, como o camarão-de-salina, têm adaptações que lhes permitam prosperar nessas condições, excretando sal a uma taxa muito elevada. Esse nível de excreção tem um custo energético elevado, o qual eles atendem alimentando-se de bactérias fotossintetizantes abundantes que vivem no lago.

A capacidade de um organismo para lidar com o potencial osmótico do seu ambiente reflete o resultado de processos evolutivos. Como será discutido no Capítulo 4, alguns ambientes naturalmente experimentam grandes flutuações no potencial osmótico e os organismos que vivem nesses ambientes desenvolveram formas para que pudessem se ajustar a essas flutuações. Quando as mudanças nas concentrações osmóticas não estão dentro da faixa natural que os organismos têm experimentado ao longo do tempo evolutivo, de qualquer modo, os indivíduos não costumam ter as devidas adaptações e podem ser prejudicados. Por exemplo, no norte dos EUA, várias misturas de sais são espalhadas em estradas para derreter o gelo e a neve, proporcionando condições de condução mais seguras durante o inverno. Com a chegada do clima mais quente da primavera, no entanto, todo esse sal precisa ir para algum lugar. Em 2008, pesquisadores relataram sobre as concentrações de sal aplicadas nas estradas em lagoas habitadas por anfíbios em diferentes distâncias de estradas tratadas com sal. Como os íons de sal amplificam a capacidade de a água conduzir eletricidade, a concentração de sal pode ser medida em unidades de microsiemens (μS). Como mostra a Figura 2.12A, lagos perto de estradas tinham concentrações de sal de até 3.000 μS, o que corresponde a 0,12% de sal. Lagos a pelo menos 200 m de uma estrada tinham essencialmente 0,0 μS. Os pesquisadores então realizaram experimentos em que expuseram girinos e formas larvais de rãs-das-florestas (*Rana sylvatica*) e salamandras-pintadas (*Ambystoma maculatum*) expostos a diversas concentrações de sal relevantes, de 0,0 μS a 3.000 μS. Os dados, apresentados na Figura 2.12B, revelaram que aumentos na concentração de sal provocaram a morte de grandes números de larvas de ambas as espécies. Não tendo sido expostos a essas elevadas concentrações de sal durante a sua história evolutiva, esses organismos de água doce não estão adaptados a essas condições de estresse e são incapazes de sobreviver a elas.

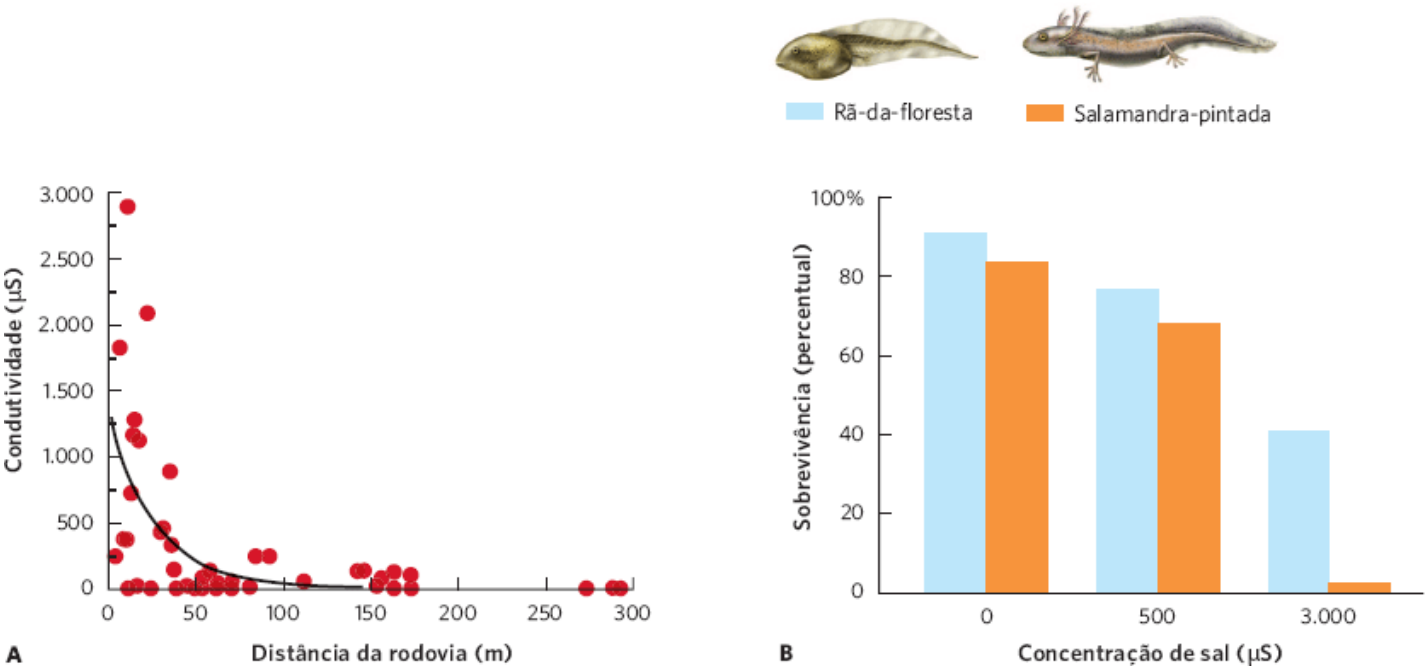


Figura 2.12 Efeito da concentração de sal sobre os anfíbios. **A.** Com base em uma amostra de lagos nas montanhas Adirondack, do estado de Nova York, lagos mais próximos às estradas tinham condutividade mais alta, um indicador da concentração salina. **B.** Nesse intervalo de concentrações de sal, as salamandras-pintadas e as rãs-das-florestas sofreram um declínio na sua sobrevivência. Os dados exibidos são médias ± desvio padrão. (Dados de Karraker NE *et al.* Impacts of road deicing salt on the demography of vernal pool-breeding amphibians, *Ecological Applications* 2008;18: 724-734.)

EQUILÍBRIO SALINO EM PLANTAS AQUÁTICAS

Algumas plantas aquáticas também enfrentam grandes desafios de equilíbrio salino. As árvores de mangue, por exemplo, crescem em alagados costeiros que são inundados pela água do mar durante a maré alta (Figura 2.13A). Não só esse *habitat* impõe uma carga elevada de sal às árvores, como o alto potencial osmótico do ambiente salino também torna difícil para as raízes assimilarem a água. Para combater esse problema, muitos manguezais mantêm elevadas concentrações de solutos orgânicos (vários aminoácidos e pequenas moléculas de açúcar) em suas raízes e folhas a fim de aumentar o seu potencial osmótico, de modo que a água possa se difundir para os tecidos da planta. Além disso, as espécies de mangue contêm glândulas de sal em suas folhas que podem secretar sal por transporte ativo para a superfície externa da folha (Figura 2.13B). Muitas espécies de mangue também excretam sais de suas raízes por transporte ativo. Como relativamente poucas espécies de plantas terrestres desenvolveram essa adaptação, os manguezais não contêm muitas espécies de plantas.

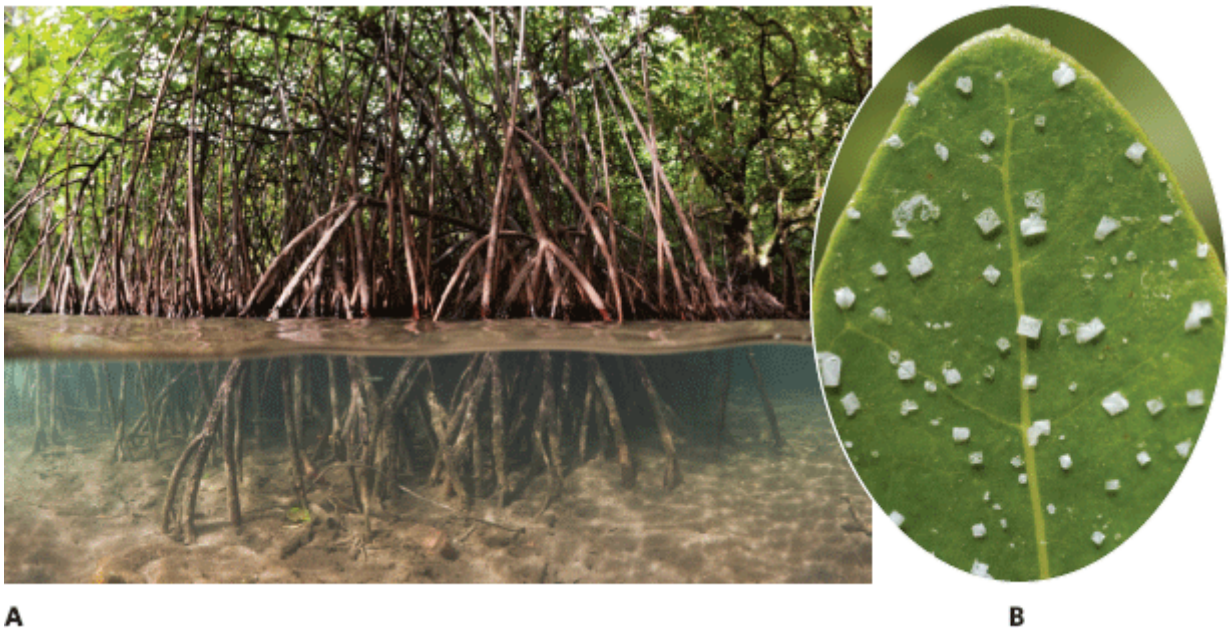


Figura 2.13 Equilíbrio salino em árvores de mangue. **A.** As raízes de árvores de mangue são frequentemente submersas em água salgada na maré alta. Essas árvores são de Palau, uma ilha no sul do Pacífico. **B.** Glândulas de sal especializadas nas folhas dos brotos de mangue (*Conocarpus recta*) excretam uma solução salina. À medida que a solução se evapora, ele deixa para trás cristais de sal na superfície externa das folhas. (Fotografia de (A) Reinhard Dirscherl/Alamy, e (B) Ulf Mehlig.)

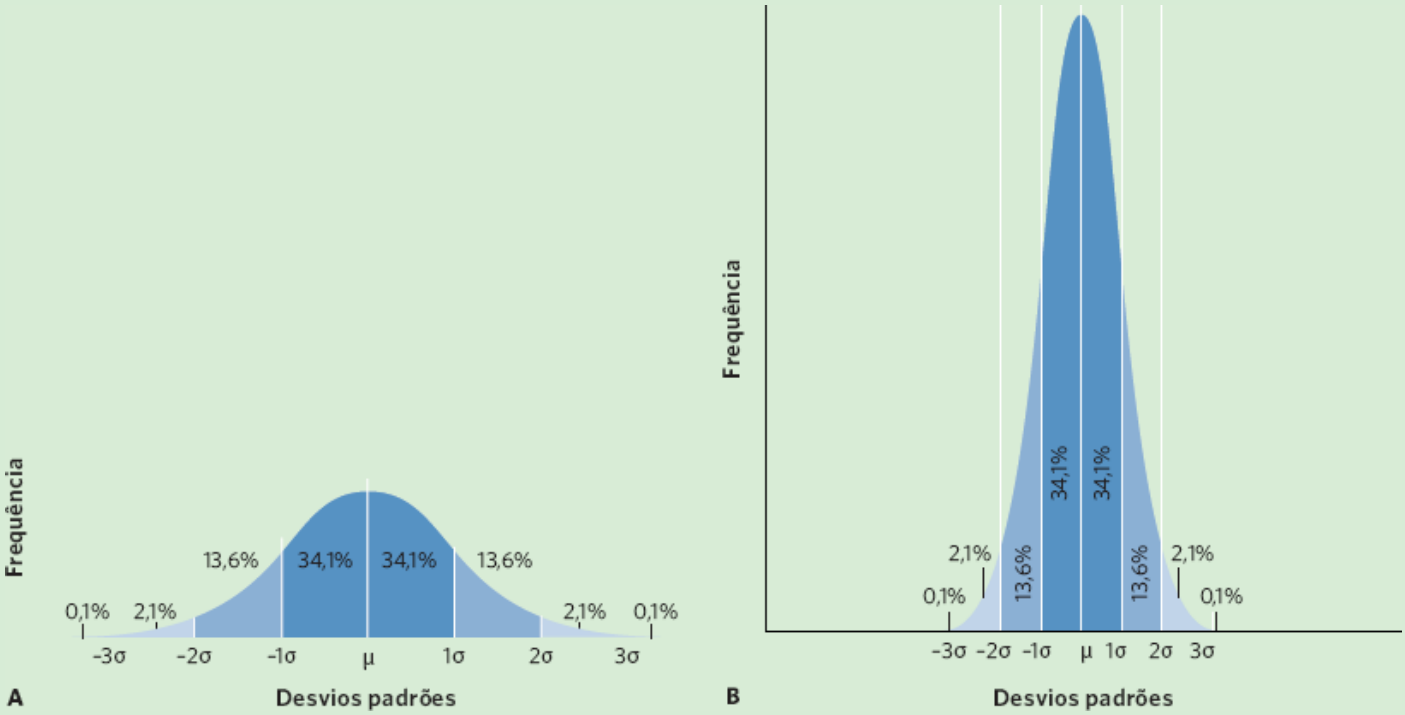
Desvio padrão e erro padrão

Quando os pesquisadores testaram os efeitos do sal das estradas nas larvas dos anfíbios, eles expuseram grupos de larvas a três concentrações de sal e repetiram o experimento cinco vezes. No capítulo anterior, discutimos como os ecólogos usam os dados dos experimentos manipulados para determinar como diferentes fatores afetam a média e a variância das variáveis medidas. Embora a variância seja uma medida útil de quão consistente são as medidas entre as repetições, os ecólogos também usam várias outras medidas relacionadas da variação, incluindo o *desvio padrão da amostra* e o *erro padrão da média*. Cada um desses indicadores pode ser calculado de uma medida da variância da amostra (s^2) como discutido no Capítulo 1.

Quando os dados são coletados de amostras limitadas de uma distribuição muito maior de dados, podemos obter informação adicional sobre os dados calculando um *desvio padrão da amostra*. O **desvio padrão da amostra** nos dá uma maneira padronizada de medir o quão amplamente os nossos dados estão afastados da média. Desvios padrões grandes da amostra indicam que muitos dados se encontram longe da média; desvios padrões pequenos indicam que a maioria dos nossos dados está próxima do valor médio.

Se os dados estão distribuídos segundo a curva normal (*i. e.*, se eles se ajustam a uma curva em formato de sino, como a da figura à direita), então em torno de 68% dos dados estarão dentro do intervalo de um desvio padrão da média. Além disso, aproximadamente 95% dos nossos dados estarão dentro do intervalo de dois desvios padrões da média, e 99,7% dentro do intervalo de três desvios padrões da média. Para os dados que tenham uma distribuição ampla de ocorrências, como na figura (A), o valor do desvio padrão será grande. Para os dados que tenham uma distribuição estreita de ocorrências, como na figura (B), o valor do desvio padrão será pequeno.

Desvio padrão da amostra Estatística que fornece uma maneira padronizada de medir o quão amplamente os dados estão afastados da média.



Distribuição normal. Em uma distribuição normal, as observações mais frequentes ficam perto da média e as observações menos frequentes ocorrem longe da média. As áreas em azul-escuro representam um desvio padrão da média e contêm 68,3% de todos os dados. As áreas em azul médio e escuro combinadas representam dois desvios padrões da média, e contêm 95,5% de todos os dados. As áreas em azul-claro, médio e escuro combinadas representam três desvios padrões da média, e contêm 99,7% de todos os dados. A pequena quantidade restante de dados cairá fora de três desvios padrão. **A.** Os dados que têm uma distribuição ampla ("aberta") têm um grande desvio padrão. **B.** Os dados que têm uma distribuição estreita ("fechada") têm um pequeno desvio padrão.

O desvio padrão da amostra, denotado como *s*, é definido como a raiz quadrada da variância da amostra:

$$s = \sqrt{s^2}$$

O **erro padrão da média** é uma medida útil da variação dos dados, pois leva em conta o número de vezes que a medida foi feita para calcular o desvio padrão. Quanto maior o número de repetições das medidas, mais precisa será a estimativa que deveremos obter da média. Como resultado, um aumento no número de repetições em uma dada experiência produz uma diminuição no erro padrão da média. Como veremos nos capítulos posteriores, o erro padrão da média é geralmente usado para determinar se duas médias são significativamente diferentes uma da outra.

O erro padrão da média (denotado como SE) é definido como o desvio padrão da amostra dividido pela raiz quadrada do número de observações ou repetições da medida (denotado como *n*):

$$\text{SE} = s \div \sqrt{n}$$

Considere o seguinte conjunto de observações sobre a porcentagem de sobrevivência das rãs-de-floresta que foram expostas a concentrações de sal de 0 µS ou 3.000 µS:

Repetição	0 µS	3.000 µS
1	88	32
2	90	37
3	91	41
4	92	45
5	94	50
Média	91	41
Variância	5,0	48,5

Usando os dados das cinco repetições de girinos de rãs expostos a 0 µS, é possível ver que a sobrevida média é de 91% e a variância da amostra é de 5%. Usando esta variância da amostra, podemos calcular o desvio padrão da amostra como:

$$s = \sqrt{s^2} = \sqrt{5} = 2,2$$

e podemos calcular o erro padrão da média como:

$$\text{SE} = s \div \sqrt{n} = 2,2 \div \sqrt{5} = 1,0$$

EXERCÍCIO Use os dados coletados de cinco medidas repetidas de girinos da rã-da-floresta expostos a 3.000 µS e calcule o desvio padrão da média e o erro padrão da média.

Erro padrão da média Medida da variação dos dados que leva em conta o número de vezes que a medida foi feita para calcular o desvio padrão.

A assimilação de gases da água é limitada pela difusão

Quase 21% da atmosfera da Terra é constituída de oxigênio, mas como vivemos em terra, raramente pensamos sobre o problema de obter esse elemento necessário. Os organismos aquáticos também necessitam de oxigênio para manter seu metabolismo, mas obter um suprimento suficiente pode ser um problema para eles, por conta da limitada solubilidade do oxigênio na água. O mesmo é verdade para o CO_2 necessário às plantas aquáticas para a fotossíntese. Os organismos obtêm quantidades suficientes desses gases necessários no ambiente aquático por meio de várias adaptações que examinaremos nesta seção.

DIÓXIDO DE CARBONO

Obter CO_2 suficiente para a fotossíntese é um desafio especial para as plantas e algas aquáticas. A solubilidade do CO_2 na água doce é de aproximadamente 0,0003 ℓ de gás por litro de água, o que é 0,03%, em volume, ou quase o mesmo que a sua concentração na atmosfera. O problema para as plantas aquáticas é que o CO_2 se difunde lentamente na água, e as plantas podem usar o gás junto à superfície de suas folhas mais rápido do que ele chega por difusão. No entanto,

felizmente, quando o CO_2 se dissolve na água, a maioria das moléculas se combina com a água e é rapidamente convertida em um composto denominado ácido carbônico (H_2CO_3):

$$CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$$

Como mostrado na Figura 2.14, o ácido carbônico pode alcançar altas concentrações e proporcionar um reservatório de carbono necessário para a fotossíntese. Dependendo da acidez da água, as moléculas de ácido carbônico podem liberar íons hidrogênio (H^+) para formar tanto **íons bicarbonato** (HCO_3^-) quanto **íons carbonato** (CO_3^{2-}):

$$H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$$

Embora alguns dos íons carbonato possam se combinar com íons cálcio para formar carbonato de cálcio, como mostra a Figura 2.8, o íon bicarbonato é a forma mais comum de carbono inorgânico dentro da faixa de acidez típica da maioria dos *habitats* aquáticos (valores de pH entre 5 e 9). Além disso, os íons bicarbonato se dissolvem facilmente na água. Isso resulta, como mostrado na Figura 2.14, em uma concentração de íons bicarbonato equivalente a 0,03 a 0,06 ℓ de gás CO_2 por litro de água (3 a 6%) – mais de 100 vezes a concentração de CO_2 no ar. Em resumo, isso significa que a maior parte do CO_2 dissolvido na água é rapidamente convertida em íons bicarbonato, e estes proporcionam um enorme reservatório de carbono inorgânico nos sistemas aquáticos. O CO_2 dissolvido e os íons bicarbonato estão em equilíbrio químico, que representa o equilíbrio obtido entre H^+ e HCO_3^- por um lado e CO_2 e H_2O pelo outro. Quando o CO_2 é removido da água durante a fotossíntese, alguns dos íons bicarbonato abundantes combinam-se com os íons hidrogênio para produzir mais CO_2 e H_2O:

Íon bicarbonato (HCO_3^-) Um ânion formado pela dissociação do ácido carbônico.

Íon carbonato (CO_3^{2-}) Um ânion formado pela dissociação do ácido carbônico.

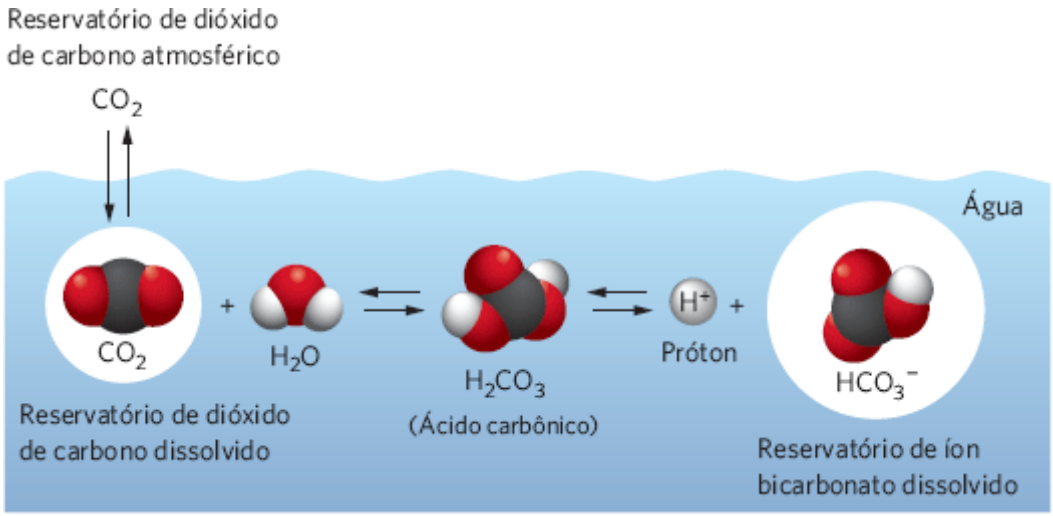


Figura 2.14 Reação de equilíbrio para o carbono na água. A reação de conversão de CO_2 em íons bicarbonato (HCO_3^-) é uma reação de equilíbrio. Quando os organismos fotossintéticos preferencialmente usam o CO_2, porque usá-lo é mais eficiente, a quantidade de CO_2 dissolvido na água cai. À medida que a quantidade de CO_2 diminui, alguns dos íons bicarbonato são convertidos em CO_2 para repor o estoque. O tamanho de cada um dos círculos representa o tamanho relativo dos reservatórios de carbono.

$$H^+ + HCO_3^- \rightarrow CO_2 + H_2O$$

As plantas e algas aquáticas usam íons de CO_2 e bicarbonato para a fotossíntese. Embora o íon bicarbonato seja a forma mais comum de carbono inorgânico sob condições moderadas de pH, o CO_2 é a forma mais comum em condições mais ácidas, como em brejos. Algumas espécies de plantas e algas somente podem usar CO_2 para a fotossíntese; essas espécies vivem em *habitats* aquáticos contendo baixo pH. As espécies de plantas e algas que vivem em condições de pH moderados, variando de 5 a 9, podem captar diretamente o íon bicarbonato e usá-lo para a fotossíntese, ou podem usar adaptações que lhes proporcionam CO_2 adicional. Uma maneira de fazer isso é secretar uma enzima na água que é altamente efetiva na conversão de íons bicarbonato em CO_2, que pode então ser absorvido pelo organismo para a fotossíntese. As plantas e as algas também podem obter CO_2 pela secreção de íons hidrogênio na água circundante. Isso ajuda a levar o equilíbrio

químico em uma direção que converte íons bicarbonato em CO_2, que pode então ser absorvido pelo organismo e utilizado na fotossíntese.

Mesmo quando o CO_2 e os íons bicarbonato são abundantes na água, o ritmo lento com que essas fontes de carbono se difundem através da água impede que os organismos tenham acesso a elas. De fato, o dióxido de carbono se difunde através da água parada cerca de 10.000 vezes mais lentamente que no ar, e a difusão de HCO_3^- é ainda mais lenta, porque as moléculas maiores se difundem em uma taxa mais baixa. Algo que agrava esta baixa taxa de difusão é o fato de que toda a superfície de uma planta aquática, alga ou micróbio está envolta em uma *camada limite*. Uma **camada limite** é uma região de ar ou de água parada que envolve a superfície de um objeto. Na água, a camada limite varia de menos de 10 micrômetros (10 μM, ou 0,01 mm) para algas unicelulares em águas turbulentas, até 500 μm (0,5 mm) para uma grande planta aquática em águas estagnadas. Tal como ilustra a Figura 2.15, pelo fato de essa camada limite ser composta de água parada, o CO_2 e o HCO_3^- podem ser deplecionados na camada limite pela captação (especialmente na região mais próxima do organismo fotossintetizador), mas os gases removidos são repostos lentamente pela água circundante. Sem uma camada limite, a água em movimento no ambiente circundante poderia proporcionar continuamente à planta um fornecimento de CO_2 e HCO_3^-. Assim, apesar da concentração geralmente alta de íons bicarbonato na água, a fotossíntese pode ainda ser limitada pela disponibilidade de carbono na camada limite.

Camada limite Uma região de ar ou água parada que envolve a superfície de um objeto.

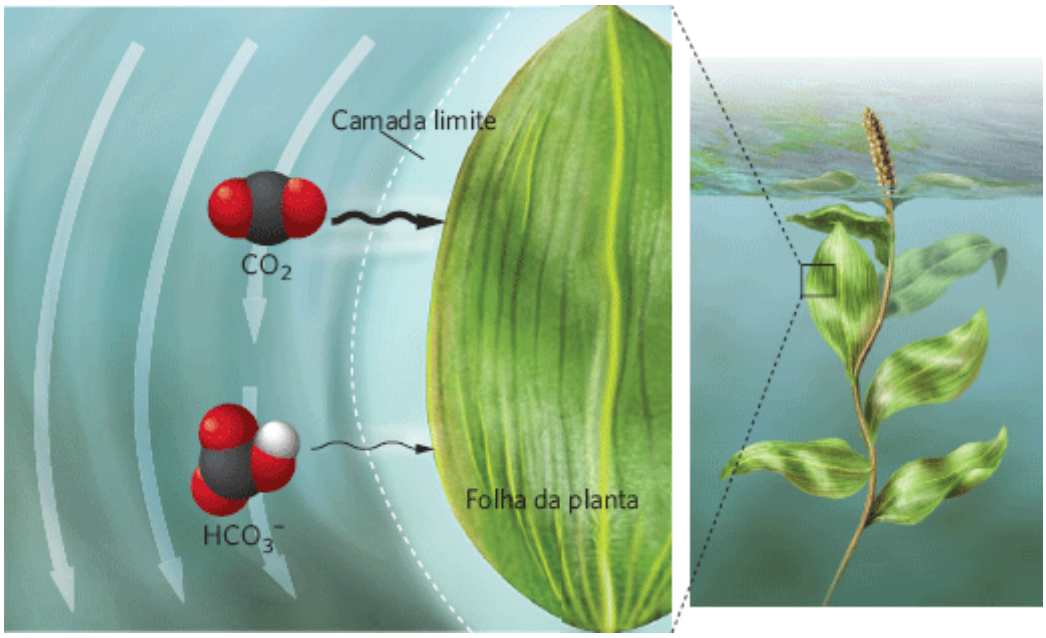


Figura 2.15 Camada limite. Uma camada fina de água parada que envolve a superfície de organismos fotossintetizadores e retarda a taxa de difusão de gás através da água. Moléculas menores, como o CO_2, se difundem mais rapidamente que as moléculas maiores, como os íons bicarbonato.

OXIGÊNIO

O oxigênio na atmosfera tem uma concentração de 0,21 ℓ por litro de ar (21% em volume). Na água, no entanto, a solubilidade máxima de oxigênio é de 0,01 ℓ por litro de água (1%), sob as condições de água doce, a 0°C. A baixa solubilidade do oxigênio na água pode limitar o metabolismo dos organismos em ambientes aquáticos. Para os mamíferos marinhos como as baleias, esse não é um problema, porque eles obtêm O_2 do ar e armazenam grandes quantidades em sua hemoglobina e mioglobina. Para os organismos que obtêm O_2 da água, no entanto, o problema da baixa concentração de O_2 é agravado pela sua difusão lenta na água, semelhante àquela do CO_2. O oxigênio tem ainda menor disponibilidade em águas que não podem sustentar a fotossíntese (e, portanto, não recebem o O_2 que produz como subproduto), inclusive em águas profundas, que não recebem a luz solar, e em sedimentos e solos alagados. Esses *habitats* podem se tornar muito empobrecidos de O_2 dissolvido, tornando-os ambientes desafiadores para os animais e micróbios que usam a respiração aeróbica.

Uma adaptação importante que possibilita que os animais aquáticos lidem com uma quantidade limitada de oxigênio envolve a direção do fluxo de sangue nas brânquias. Muitos animais aquáticos têm brânquias para extrair oxigênio da água. Quando a água passa por elas, o oxigênio se difunde através das membranas de suas células e entra nos capilares, que são

parte da corrente sanguínea. A chave para extrair o máximo de oxigênio da água encontra-se no uso da *circulação contracorrente*. Na **circulação contracorrente**, dois fluidos se movem em sentidos opostos em cada lado de uma barreira, e assim calor ou substâncias são trocados. Em contraste, a **circulação concorrente** envolve dois fluidos que se deslocam no mesmo sentido em ambos os lados de uma barreira, e assim calor ou substâncias são trocados. Como ilustrado na Figura 2.16, se o sangue e a água fluírem no mesmo sentido, a concentração de oxigênio rapidamente chegaria a um equilíbrio intermediário. Após esta zona de contato, não há movimento líquido de oxigênio através da membrana. Por outro lado, quando o sangue e a água fluem em sentidos opostos, a concentração de oxigênio na água é superior à concentração no sangue na maior parte da região de contato. Isso acontece porque mesmo quando os capilares começam a acumular elevadas concentrações de oxigênio, a água adjacente ainda tem uma concentração maior de oxigênio. Em consequência, o oxigênio continua a se difundir para dentro dos capilares das brânquias. Assim, o fluxo contracorrente de sangue nas brânquias dos animais possibilita que muito mais oxigênio seja transferido da água para as brânquias.

As espécies de animais que vivem em *habitats* com baixa quantidade de oxigênio desenvolveram diversas adaptações adicionais. Nos oceanos profundos, muitos organismos têm taxas muito baixas de atividade, reduzindo assim a necessidade de oxigênio. Muitas espécies de zooplâncton, um grupo de pequenos crustáceos, podem aumentar a quantidade de hemoglobina em seus corpos até o ponto em que seus corpos normalmente transparentes ficam vermelhos. Outros animais, como girinos e peixes que vivem em pântanos pobres em oxigênio, nadam até a superfície e sorvem o ar. Muitos girinos podem utilizar esse ar porque dispõem de pulmões primitivos além das brânquias. Os peixes armazenam esse ar em uma bexiga natatória, da qual extraem o oxigênio para sua corrente sanguínea.

Uma das adaptações mais surpreendentes dos animais para a obtenção de oxigênio foi descoberta recentemente em uma espécie de salamandra da América do Norte. Por mais de um século, sabia-se que os ovos da salamandra-pintada, que ficam geralmente presos a pequenos ramos quando estão submersos na água, têm uma relação de mutualismo com uma espécie de alga (*Oophila amblystomatis*). As algas obtêm um lugar para viver e fotossintetizar, enquanto o embrião em desenvolvimento obtém oxigênio das algas fotossintetizadoras (Figura 2.17). Este benefício de oxigênio é importante, pois possibilita que os embriões da salamandra tenham uma taxa de sobrevivência mais elevada e possam eclodir mais cedo e maiores. Em 2011, no entanto, cientistas relataram que essa relação era muito mais próxima que o estimado. As algas não só vivem no fluido do ovo em torno do embrião, mas também se movem para dentro dele, posicionando-se entre as células do embrião em desenvolvimento. Essa foi a primeira descoberta de uma alga que vive no interior dos tecidos de um animal vertebrado.

Quando um ambiente torna-se completamente desprovido de oxigênio, é denominado **anaeróbico** ou **anóxico**. As condições anaeróbicas causam problemas para as plantas terrestres enraizadas em solos encharcados, como as muitas espécies de árvores de mangue que vivem ao longo de lodaçais costeiros. As raízes dessas árvores precisam de oxigênio para a respiração; assim, as plantas desenvolveram tecidos especiais cheios de ar, que se estendem das raízes que se elevam acima do solo alagado e trocam gases diretamente com a atmosfera (Figura 2.13).

Circulação contracorrente Movimento de dois fluidos em sentidos opostos em cada lado de uma barreira, através da qual o calor ou substâncias dissolvidas são trocados.

Circulação concorrente Movimento de dois fluidos na mesma direção em ambos os lados de uma barreira, através da qual o calor ou substâncias dissolvidas são trocados.

Anaeróbico Sem oxigênio. *Também conhecido como* **Anóxico**.

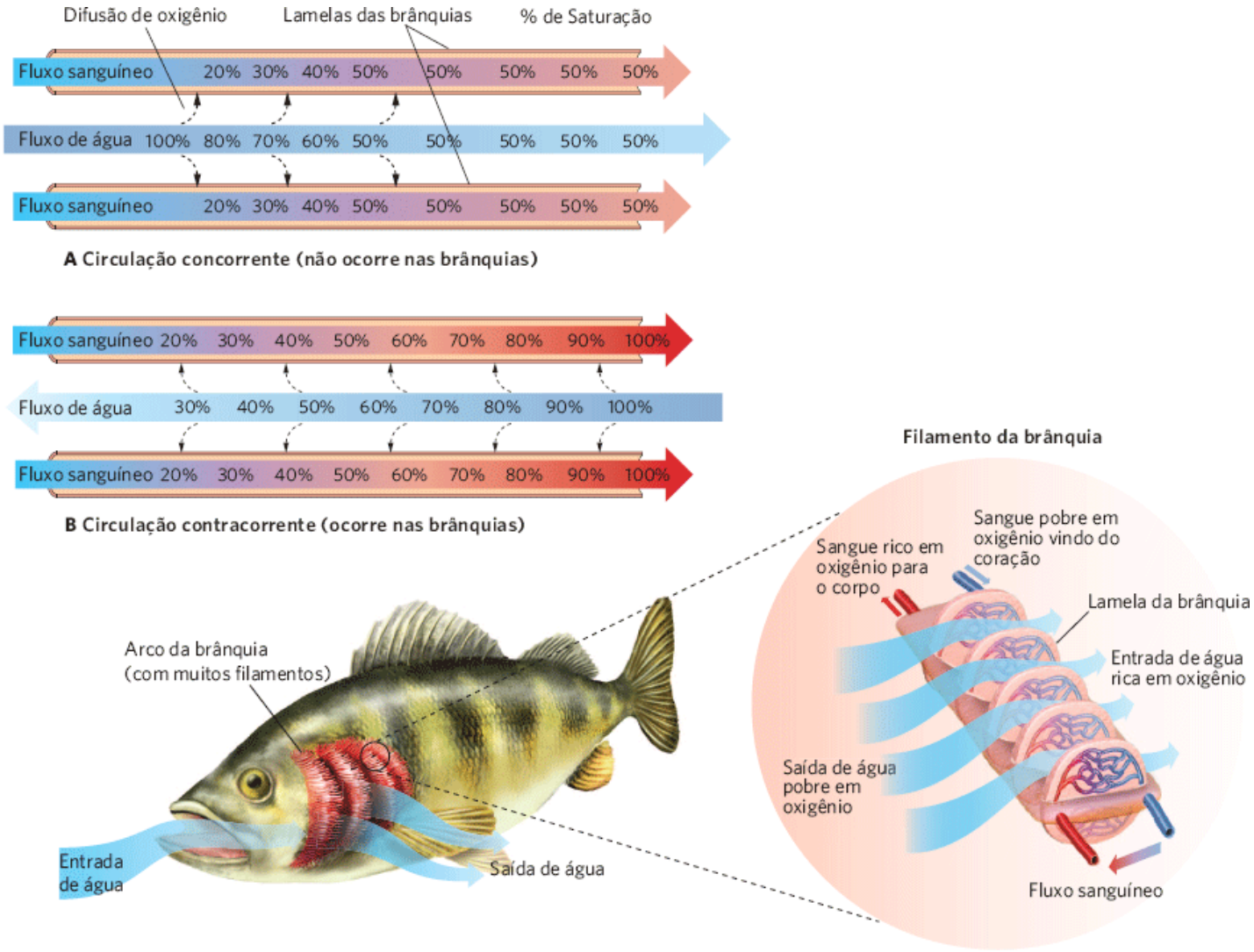


Figura 2.16 Circulação concorrente versus circulação contracorrente. **A.** O fluxo concorrente em animais aquáticos faria com que o oxigênio se difundisse a partir da água para os capilares das brânquias. Uma vez que 50% do oxigênio tenha sido transferido, os dois fluxos entrariam em equilíbrio. **B.** Quando os animais utilizam a circulação contracorrente, mais oxigênio pode ser transferido para os capilares das brânquias porque, mesmo que os capilares contenham uma elevada quantidade de oxigênio, o teor de oxigênio da água é mais elevado, o que possibilita a continuidade da difusão de oxigênio.

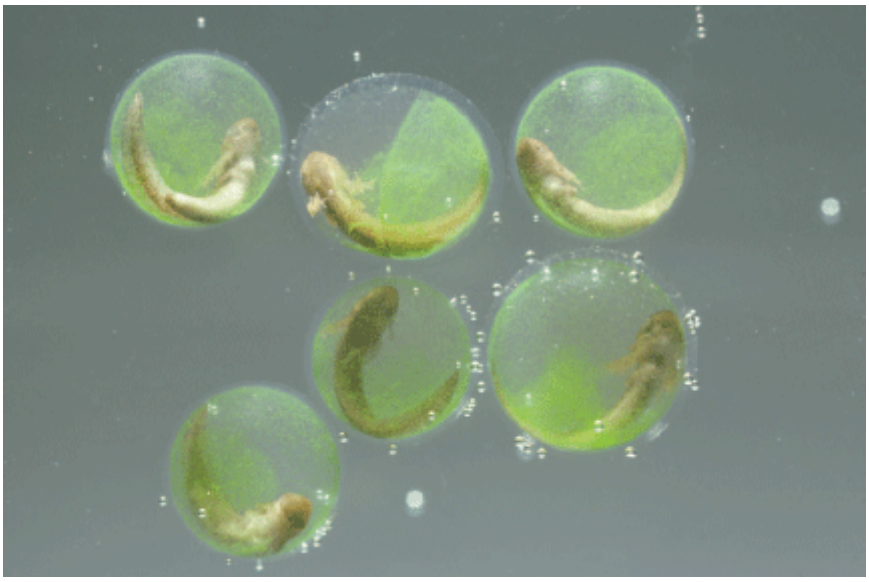


Figura 2.17 Embriões da salamandra e algas. Os embriões da salamandra-pintada contêm algas que vivem no saco de ovos e no interior das células do embrião. As algas fornecem oxigênio extra para os embriões, o que melhora a sobrevivência e o crescimento do embrião. (Fotografia de Ted Levin/Animals Animals-Earth Scenes.)

Muitos micróbios são capazes de viver em ambientes sem oxigênio porque usam respiração anaeróbica. Um produto comum da respiração anaeróbica por bactérias que vivem em solos anóxicos é o gás sulfeto de hidrogênio (H_2S). Esse gás é a causa do cheiro de ovo podre que ocorre quando os solos que estão saturados com água tornam-se anaeróbicos.

A temperatura limita a ocorrência da vida aquática

No início deste capítulo, vimos que as baleias apresentam uma série de adaptações para que elas possam lidar com as temperaturas oceânicas frias, incluindo grossas camadas de gordura, alto metabolismo e circulação contracorrente, que troca calor entre as artérias quentes e as veias frias. Para os organismos aquáticos, a maioria dos processos fisiológicos ocorre apenas no intervalo de temperaturas em que a água é líquida. Relativamente poucos organismos podem sobreviver a temperaturas superiores a 45°C, o limite superior do intervalo fisiológico para a maioria dos organismos eucarióticos. Nesta seção, vamos olhar para como os organismos se adaptaram a temperaturas quentes e frias.

O CALOR E AS MOLÉCULAS BIOLÓGICAS

A temperatura influencia os processos fisiológicos por conta do modo pelo qual o calor afeta moléculas orgânicas. O calor transmite energia cinética aos sistemas vivos, fazendo com que as moléculas biológicas mudem de forma. O calor também acelera as reações químicas, aumentando a taxa de movimento das moléculas. De fato, a taxa da maioria dos processos biológicos aumenta de duas a quatro vezes para cada 10°C de aumento na temperatura. É possível ver isso ao examinar os dados para um peixe conhecido como *miiuy* (*Miichthys miiuy*), mostrado na Figura 2.18. A taxa de consumo de oxigênio do peixe quase duplica quando a temperatura ambiental aumenta de 15 a 25°C. Para compreender a relação entre a temperatura e os processos fisiológicos, calculamos a razão entre a taxa fisiológica em determinada temperatura e essa mesma taxa em temperatura 10°C mais fria, uma razão denominada $\mathbf{Q_{10}}$ dos processos fisiológicos. Ao conhecer os valores de Q_{10} dos diferentes processos fisiológicos, podemos compreender melhor quais processos são mais sensíveis a mudanças de temperatura.

As temperaturas mais elevadas possibilitam que os organismos tenham diversas ações mais rapidamente. Podem nadar, correr e voar mais rápido; também podem digerir e assimilar mais alimentos e, como resultado, crescer e se desenvolver mais rápido. Além de certo ponto, no entanto, altas temperaturas podem reduzir os processos da vida. Em particular, as proteínas e outras moléculas biológicas tornam-se menos estáveis em temperaturas mais elevadas, e podem não funcionar adequadamente ou perder sua estrutura. O movimento molecular causado pelo calor tende a abrir, ou *desnaturar*, a estrutura dessas moléculas.

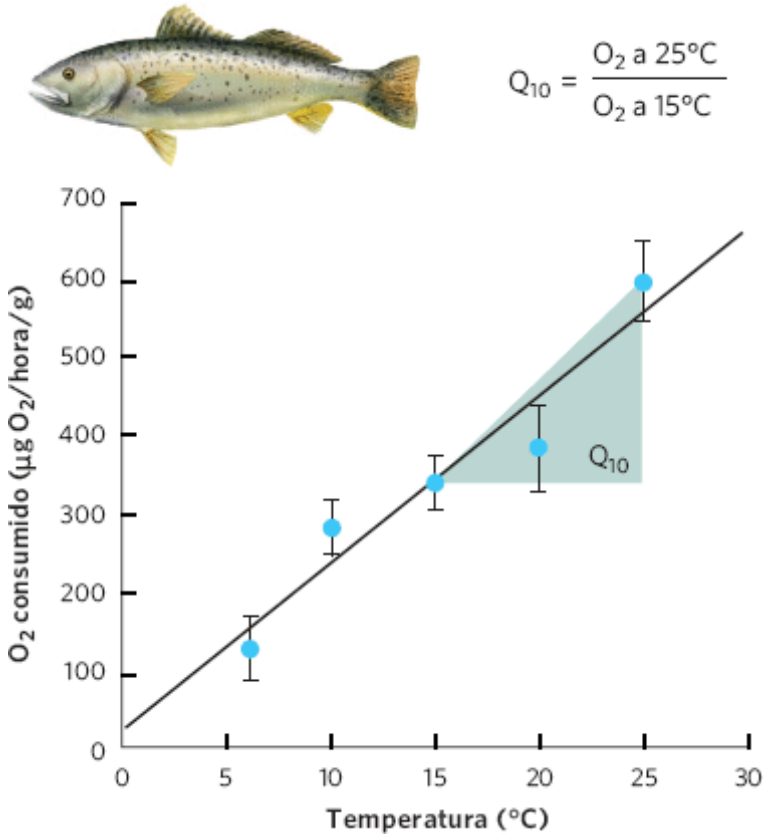


Figura 2.18 O consumo de oxigênio em função da temperatura. Para o *miiuy*, a quantidade de oxigênio que consome aumenta à medida que a temperatura aumenta. Dividindo a taxa do consumo de oxigênio a 25°C pela taxa a 15°C, chega-se ao valor de Q_{10} para essa função fisiológica. As barras de erro são desvios padrões. (Dados de Zheng Z et al. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia excretion of juvenile miiuy croaker, Miichthys miiuy (Basilewsky), Aquaculture International 16 (2008): 581-589.)

Figura 2.19 Termófilas. Algumas espécies de bactérias e arqueobactérias podem viver em condições muito quentes, como as destas fontes termais em Fly Geyser, Nevada. As termófilas, muitas vezes, apresentam-se com uma variedade de cores brilhantes. (Fotografia de Jack Dykinga.)

Determinado que as proteínas desnaturam a altas temperaturas, os cientistas ficaram intrigados com o fato de que alguns organismos, como as bactérias **termófilas** (gostam de calor), podem viver em temperaturas tão altas. Por exemplo, algumas bactérias fotossintetizadoras podem tolerar temperaturas tão elevadas como 75°C, e algumas arqueobactérias podem viver em fontes de água quente a temperaturas de até 110°C (Figura 2.19). As bactérias quimiossintéticas que vivem nas proximidades de chaminés hidrotermais de águas profundas são um grupo de termófilas que discutimos no Capítulo 1. Os investigadores descobriram que as proteínas das bactérias termófilas têm maiores proporções de determinados aminoácidos que formam ligações mais fortes que as proteínas de outras espécies intolerantes ao calor. Essas forças de atração mais intensas dentro e entre as moléculas as impedem de serem separadas sob altas temperaturas, e assim as proteínas não se desnaturam.

A temperatura também afeta outros compostos biológicos. Por exemplo, as propriedades físicas das gorduras e óleos, que são os principais componentes das membranas celulares e constituem as reservas de energia dos animais, dependem da temperatura. Quando as gorduras estão frias, elas tornam-se sólidas; quando estão quentes, tornam-se fluidas.

Q_{10} A razão entre a taxa de um processo fisiológico em uma determinada temperatura e essa mesma taxa a uma temperatura 10°C mais fria.

Termófilas Com afinidade pelo calor.

Os organismos são afetados negativamente quando expostos a temperaturas que variam acima ou abaixo daquelas a que se encontram adaptados. A água utilizada para resfriar usinas nucleares de potência proporciona um exemplo desse problema. Muitas usinas nucleares extraem água de lagos, rios ou oceanos para o resfriamento das instalações e retornam a água (que se tornou muito mais quente no processo) à sua fonte. No entanto, os organismos desses corpos de água não têm em sua história evolutiva adaptação para serem expostos a altas temperaturas de água, e muitos deles morrem. Em Ohio, por exemplo, uma usina de energia a carvão elevou a temperatura de um córrego adjacente a 42°C, o que é muito mais quente do que ocorreria naturalmente, e mais quente que o máximo de 32°C definido pela USEPA. Os pesquisadores encontraram numerosos peixes mortos na vazante e baixos números de peixes mortos a jusante de onde o fluxo desaguava no rio Ohio. Rejeito líquido quente demais para as espécies aquáticas suportarem é conhecido como **poluição térmica**. Compreender a "ótimo térmico" para espécies aquáticas levou à criação de normas que restringem o quanto a descarga de uma usina de energia pode elevar a temperatura de um lago ou rio.

BAIXAS TEMPERATURAS E CONGELAMENTO

As temperaturas na superfície da Terra raramente ultrapassam os 50°C, exceto em fontes termais e na superfície do solo em desertos quentes. No entanto, temperaturas abaixo do ponto de congelamento da água são comuns, particularmente em terra

e em pequenos lagos que podem congelar durante o inverno. Quando as células vivas congelam, a estrutura cristalina do gelo interrompe a maioria dos processos vitais e pode danificar as estruturas celulares delicadas e, por fim, causar a morte. Muitos organismos lidam com sucesso com temperaturas congelantes, seja mantendo suas temperaturas corporais acima do ponto de congelamento da água, seja ativando vias químicas que os capacitam a resistir ao congelamento ou a tolerar seus efeitos.

Você pode se surpreender ao saber que os vertebrados marinhos são suscetíveis ao congelamento na água fria do mar. Como pode o sangue e os tecidos do corpo congelarem enquanto imersos em um líquido? A resposta é que substâncias dissolvidas abaixam a temperatura na qual a água se congela. Embora água pura se congele a 0°C, a água do mar, que contém cerca de 3,5% de sais dissolvidos, se congela a –1,9°C. Como o sangue e os tecidos do corpo da maioria dos vertebrados contêm cerca de metade do teor de sais da água do mar, os animais podem se congelar antes que a água do mar circundante o faça.

Os animais marinhos desenvolveram uma série de adaptações para combater o problema de congelamento na água. Sabe-se que concentrações elevadas de sal interferem em vários processos bioquímicos; assim, aumentar a concentração de solutos no sangue e tecidos não é uma opção viável. Em vez disso, alguns peixes antárticos evitam o congelamento aumentando suas concentrações de compostos não salinos, como o *glicerol*, em seus sangue e tecidos. O **glicerol** é um produto químico que impede que as pontes de hidrogênio da água se juntem para formar gelo, a menos que as temperaturas estejam muito abaixo do ponto de congelamento. Uma solução de glicerol a 10% no corpo diminui o ponto de congelamento da água para aproximadamente –2,3°C, sem perturbar seriamente os processos bioquímicos. Isso é suficiente para baixar o ponto de congelamento do corpo abaixo do ponto de congelamento da água do mar. As **glicoproteínas** são um outro grupo de compostos que podem ser utilizados para diminuir a temperatura de congelamento da água. O glicerol e as glicoproteínas agem como compostos anticongelantes, semelhante ao anticongelante utilizado em automóveis, e permitem que os peixes (p. ex., bacalhau-do-Ártico [*Boreogadus saida*]) permaneçam ativos na água do mar, que é fria o suficiente para fazer com que a maioria dos peixes congele (Figura 2.20). Alguns invertebrados terrestres também usam a estratégia anticongelante; seus líquidos corporais podem conter até 30% de glicerol quando o inverno se aproxima.

O *super-resfriamento* fornece uma segunda solução física para o problema do congelamento. Em certas circunstâncias, os líquidos podem resfriar abaixo do ponto de congelamento sem desenvolver cristais de gelo. O gelo geralmente se forma em torno de um objeto, chamado de *semente*, que pode ser um pequeno cristal de gelo ou outra partícula. No **super-resfriamento**, no entanto, as glicoproteínas no sangue impedem a formação de gelo, cobrindo todos os cristais de gelo que começam a se formar. Na ausência de sementes de gelo, a água pura pode esfriar abaixo de –20°C sem se congelar. Esse super-resfriamento foi registrado até –8°C em répteis e –18°C em invertebrados.

ÓTIMO TÉRMICO

Todo organismo apresenta um intervalo estreito de condições ambientais às quais um organismo está mais bem adaptado, esta faixa define as condições ambientais **ótimas**. Em termos de temperatura, a maioria dos organismos tem um **ótimo térmico**, o que significa o intervalo de temperaturas no qual eles se desempenham melhor. O ótimo térmico é determinado pelas propriedades das enzimas e dos lipídios, as estruturas das células e tecidos, forma corporal, e outras características que influenciam a capacidade de o organismo funcionar bem sob as condições específicas do seu ambiente. Voltando ao exemplo dos peixes nas águas do oceano da Antártida, muitas espécies nadam ativamente e consomem o oxigênio a uma taxa comparável a dos peixes que vivem em regiões muito mais quentes, próximo ao equador. Se você colocar um peixe tropical em água fria, ele torna-se lento e logo morre; inversamente, peixes antárticos não podem tolerar temperaturas mais quentes que 5°C a 10°C.

Poluição térmica Rejeito líquido quente demais para as espécies aquáticas suportarem.

Glicerol Produto químico que impede que as pontes de hidrogênio da água se juntem para formar gelo, a menos que as temperaturas estejam muito abaixo do ponto de congelamento.

Glicoproteínas Grupo de compostos que pode ser utilizado para diminuir a temperatura de congelamento da água.

Super-resfriamento Processo no qual as glicoproteínas no sangue impedem a formação de gelo, cobrindo todos os cristais de gelo que começam a se formar.

Ótimo Intervalo estreito de condições ambientais às quais um organismo está mais bem adaptado.

Ótimo térmico Intervalo de temperaturas no qual os organismos se desempenham melhor.

Figura 2.20 Adaptação a diferentes águas. O bacalhau-do-Ártico, que é comumente pescado na Rússia para consumo humano, pode viver em água com temperatura inferior a 4°C. Compostos anticongelantes nos seus tecidos o impedem de congelar. (Fotografia de Elizabeth Calvert Siddon/UAF/NOAA.)

Determinadas adaptações possibilitam que os peixes nos oceanos frios nadem tão ativamente quanto os peixes nos oceanos quentes. Nadar envolve uma série de reações bioquímicas, a maioria das quais depende de enzimas. Essas reações geralmente ocorrem mais rapidamente em temperaturas altas, de modo que os organismos adaptados ao frio devem ter mais do substrato para uma reação bioquímica, ou mais da enzima que catalisa a reação, ou ainda uma versão diferente da enzima que atua melhor sob temperaturas mais frias. As diferentes formas de uma enzima que catalisa uma determinada reação são chamadas de **isoenzimas**.

Considere o caso da truta-arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), um peixe que vive em correntes frias em grande parte da América do Norte. As mudanças sazonais de temperatura são previsíveis para a truta: durante o inverno, as temperaturas da água podem cair perto do ponto de congelamento, enquanto, no verão, podem se tornar muito quentes. Em resposta a essas mudanças sazonais de temperatura, a truta desenvolveu a capacidade de produzir diferentes isoenzimas no inverno e no verão. Uma dessas enzimas é a acetilcolinesterase, que desempenha um importante papel em assegurar o funcionamento adequado do sistema nervoso por meio da ligação com o neurotransmissor acetilcolina. Para compreender bem como diferentes isoenzimas funcionam a diferentes temperaturas, podemos examinar a taxa da reação química entre acetilcolina e acetilcolinesterase, uma medida conhecida como *afinidade enzima-substrato*. A isoenzima de inverno, mostrada como uma linha azul na Figura 2.21, catalisa melhor a reação entre 0 e 10°C. Tal afinidade cai rapidamente a temperaturas mais elevadas. Por outro lado, a isoenzima de verão, mostrada como uma linha laranja, tem uma fraca afinidade com a acetilcolina a 10°C, e catalisa as reações melhor a temperaturas entre 10 e 20°C, embora a atividade caia lentamente a temperaturas mais elevadas. Como seria possível prever, a isoenzima específica que uma truta produz depende da temperatura da água em que vive. Quando a truta está a 2°C, ela produz a isoenzima de inverno; e quando está a 17°C, produz a isoenzima de verão.

Isoenzimas Diferentes formas de uma enzima que catalisa uma determinada reação.

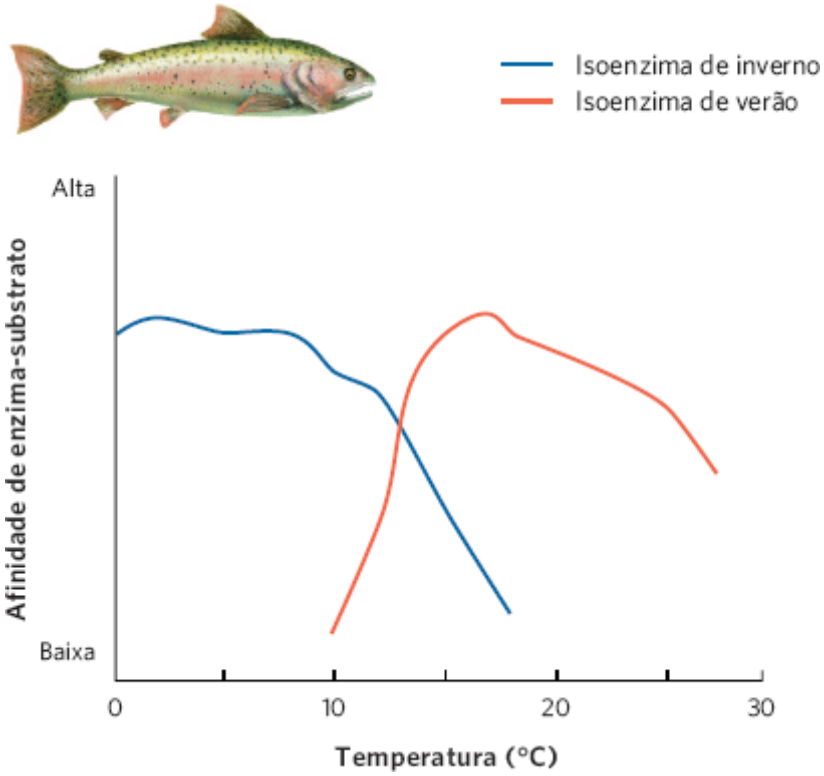


Figura 2.21 Usando isoenzimas como adaptações às mudanças de temperatura da água. No inverno, a truta arco-íris produz uma forma da enzima acetilcolinesterase que tem alta afinidade de substrato de 0 a 10°C, mas uma afinidade mais baixa em temperaturas mais altas. No verão, a truta produz uma forma diferente da enzima, que tem uma alta afinidade de substrato entre 10 e 20°C, mas uma afinidade baixa nas temperaturas mais baixas.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

O DECLÍNIO DOS RECIFES DE CORAL

Diversidade no recife de coral. Os recifes de coral, como este ao largo da ilha Beqa, Fiji, no Pacífico Sul, estão entre os lugares de maior diversidade de espécies na Terra. (Fotografia de Michael Patrick O'Neill/Photo Researchers, Inc.)

Os recifes de coral são alguns dos lugares mais bonitos da Terra e são o lar de uma incrível diversidade de espécies. Além disso, são um dos lugares mais diversos da Terra, rivalizando até mesmo com a alta diversidade das florestas úmidas tropicais. Por exemplo, a Grande Barreira de Corais na costa leste da Austrália contém mais de 400 espécies de corais, 200 espécies de aves e 1.500 espécies de peixes. Por essas razões, muitas pessoas se preocupam quando a biodiversidade dos recifes de coral é ameaçada por atividades humanas. Há muito tempo, compreendemos que a sobrepesca e a poluição têm afetado as espécies que habitam os recifes de coral. Nos últimos 15 anos, no entanto, os cientistas descobriram que mudanças no ambiente aquático abiótico (incluindo mudanças de temperatura, pH e salinidade) estão prejudicando os ecossistemas de recifes de coral.

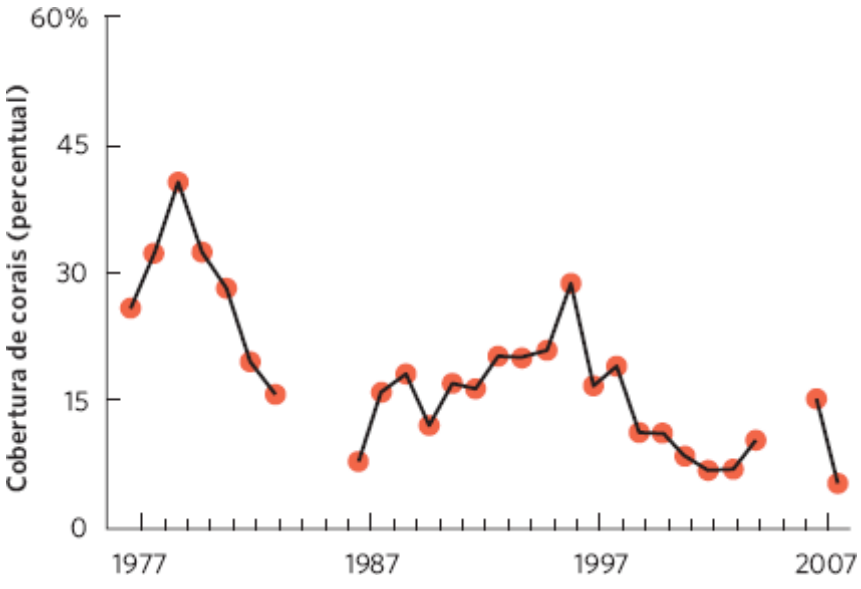
Os corais são um grupo de pequenos animais que secretam exoesqueletos rígidos feitos de calcário (carbonato de cálcio); podem ser encontrados em todo o mundo em águas oceânicas relativamente rasas que são pobres em nutrientes e alimentos. Apesar de cada indivíduo do coral ser pequeno (apenas alguns milímetros de tamanho), os corpos de calcário de corais mortos se acumulam ao longo de centenas ou milhares de anos para formar recifes de coral maciços que podem ultrapassar 300.000 km^2. Os corais sobrevivem nessas águas pobres em nutrientes por viver em relações simbióticas com várias espécies de algas fotossintéticas, conhecidas como zooxantelas. Os corais têm corpos tubulares com tentáculos que se projetam e pegam pedaços de comida e detritos que passam por eles. A sua digestão produz CO_2, que pode ser usado por algas simbióticas durante a fotossíntese. Como vimos anteriormente neste capítulo, o CO_2 pode, muitas vezes, ser difícil de obter para os produtores aquáticos. Em troca, as algas produzem O_2 e açúcares, alguns dos quais podem ser passados para o coral. Em suma, as algas conseguem um lugar seguro para viver e um suprimento constante de CO_2 para a fotossíntese; enquanto os corais obtêm uma fonte de energia em forma de açúcar e um suprimento constante de O_2 para a respiração.

Durante as duas últimas décadas, os cientistas aprenderam que a relação simbiótica entre os corais e as algas é muito sensível a mudanças ambientais. Quando os corais sofrem estresse em seus ambientes, expelem as algas simbióticas de seus corpos. Como os corais obtêm suas cores brilhantes das algas simbióticas, os corais que expelem suas algas geralmente parecem esbranquiçados, e é dito que sofreram o **branqueamento do coral**.

O branqueamento dos corais está associado a temperaturas anormalmente elevadas no oceano. Como discutimos neste capítulo, enquanto os aumentos na temperatura da água podem aumentar a velocidade das reações químicas, as temperaturas que excedem o ótimo térmico podem ser prejudiciais. O branqueamento pode começar caso as temperaturas oceânicas do verão se elevem apenas 1°C acima da média máxima. Se o aumento de temperatura for breve (alguns dias ou semanas), as algas podem recolonizar os corais. No entanto, os corais vão experimentar um crescimento mais lento e uma reprodução reduzida. Contudo, se as temperaturas forem de 2 a 3°C mais altas que a média máxima, os corais podem morrer. Durante as duas últimas décadas, os cientistas testemunharam grandes eventos de branqueamento em todo o mundo em 1998, 2003, 2005 e 2010. Durante o evento de 1998, 42% dos corais na Grande Barreira sofreram branqueamento. Com a continuação do aumento das temperaturas globais (um tema que abordaremos em detalhes em capítulos posteriores), espera-se que o branqueamento de corais induzido pela temperatura continue.

Mudanças na concentração de sais também são um problema para os corais. As elevadas temperaturas do oceano aumentam a evaporação da água do mar, o que torna maior a concentração de sais no oceano. No caso dos corais, o estresse de concentrações elevadas de sais, combinado com o de altas temperaturas, os torna cada vez mais vulneráveis ao branqueamento e à morte dos corais. O aumento nas temperaturas dos oceanos também parece afetar os corais de uma forma que os torna mais suscetíveis a patógenos que podem matá-los.

Outra fonte do declínio nos corais é uma diminuição do pH da água do mar. Como o CO_2 atmosférico está em equilíbrio com CO_2 dissolvido no oceano, a recente elevação do CO_2 atmosférico está causando aumento no CO_2 dissolvido. Este, por sua vez, está causando um aumento do ácido carbônico, e uma redução do pH dos oceanos. Como vimos, o ácido carbônico (H_2CO_3) desassocia-se em íons carbonato (HCO_3^-) e íons hidrogênio (H^+). Os íons hidrogênio podem então se combinar com outros íons carbonato para formar bicarbonato, tornando os íons carbonato menos disponíveis para os corais produzirem seu exoesqueleto de carbonato de cálcio.



Declínio do recife de coral. Inúmeras mudanças no ambiente do oceano estão causando quedas nos números de corais vivos. No Caribe, por exemplo, houve uma queda acentuada no número de corais vivos em um período de três décadas. (Segundo L. Alvarez-Filip *et al.*, Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: Is coral cover the whole story? *Global Change Biology* 17 (2011): 2470-2477.)

O declínio nos recifes de coral tornou-se um problema sério. No Caribe, por exemplo, o percentual de corais vivos diminuiu de mais de 40% em 1977 para menos de 10% em 2007. Há apenas 20 anos, os cientistas debateram se mudanças abióticas estavam desempenhando um papel no declínio dos corais. À medida que mais dados foram coletados, chegou-se a um consenso geral. Considerando-se que mudanças na temperatura, pH e salinidade devem aumentar ainda mais nas próximas décadas, os cientistas atualmente preveem que muitas espécies de coral continuarão a declinar. No entanto, algumas espécies podem ter variações genéticas suficientes para possibilitar mudanças evolutivas que as tornem capazes de adaptar-se às condições ambientais em mutação e persistir.

Fontes: Carpenter KE *et al.* One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science* 2008;321: 560-563.
Hoegh-Guldberg O *et al.* Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 2007;318: 1737-1742.

Branqueamento do coral Perda de cor nos corais pelo fato de expelirem suas algas simbióticas.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A água tem muitas propriedades favoráveis à vida.** Estas incluem resistência térmica a mudanças de temperatura, densidade e viscosidade que selecionam as adaptações para o movimento, e a capacidade de dissolver muitos elementos e compostos essenciais à vida.

■ **Os ambientes aquáticos desafiam o equilíbrio da água e sal em animais.** Este desafio ocorre porque os tecidos animais são geralmente hiperosmóticos ou hipo-osmóticos, em comparação com a concentração do soluto do ambiente aquático circundante.

■ **A assimilação de gases da água é limitada pela difusão.** Essa limitação pode tornar difícil para os organismos trocarem gases como CO_2 e O_2. A difusão é retardada porque os organismos são cercados por uma fina camada de água parada. Embora o CO_2 possa ser abundante na água (tanto como um gás dissolvido quanto na forma de íons bicarbonato), a baixa solubilidade do oxigênio na água faz com que seja menos abundante. Em consequência, muitos animais têm estruturas respiratórias com grandes áreas de superfície e circulação contracorrente para obter o oxigênio da água.

■ **A temperatura limita a ocorrência da vida aquática.** Apesar de temperaturas mais elevadas aumentarem a velocidade das reações químicas, temperaturas excessivamente elevadas podem levar proteínas e outras moléculas importantes a tornarem-se instáveis e a se desnaturarem. As temperaturas baixas também impõem um desafio, e muitos organismos que vivem sob condições próximas ao congelamento desenvolveram adaptações que incluem o uso de glicoproteínas e supercongelamento para evitar os efeitos nocivos dos cristais de gelo que se desenvolvem dentro de suas células. Em geral, os organismos que vivem sob um intervalo amplo de temperaturas usam isoenzimas para possibilitar a função fisiológica adequada a cada temperatura.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. À medida que a água se resfria abaixo de 4°C, ela se expande e se torna menos densa. Por que isso é benéfico para muitos organismos?

2. Como pode a viscosidade da água tanto dificultar quanto facilitar o movimento dos animais aquáticos?

3. Descreva as alterações no conteúdo mineral da água à medida que se move da chuva para o lago e, por fim, para o oceano.

4. Explique a diferença entre o desvio padrão da amostra e o erro padrão da média.

5. Tantos peixes de água salgada quanto os de água doce têm adaptações para controlar a transferência de água e sais através de suas superfícies externas. Descreva o que aconteceria sem essas adaptações.

6. Por que a camada limite em torno de um organismo fotossintetizante torna mais difícil as trocas de CO_2 e O_2?

7. Por que as águas profundas do oceano são normalmente pobres em oxigênio?

8. Explique a adaptação que permite que termófilas vivam sob temperaturas muito altas.

9. Descreva as adaptações que capacitam que peixes vivam em água do mar muito frias.

10. Como as isoenzimas ajudam os organismos a funcionarem em *habitats* com uma grande variação de temperaturas?

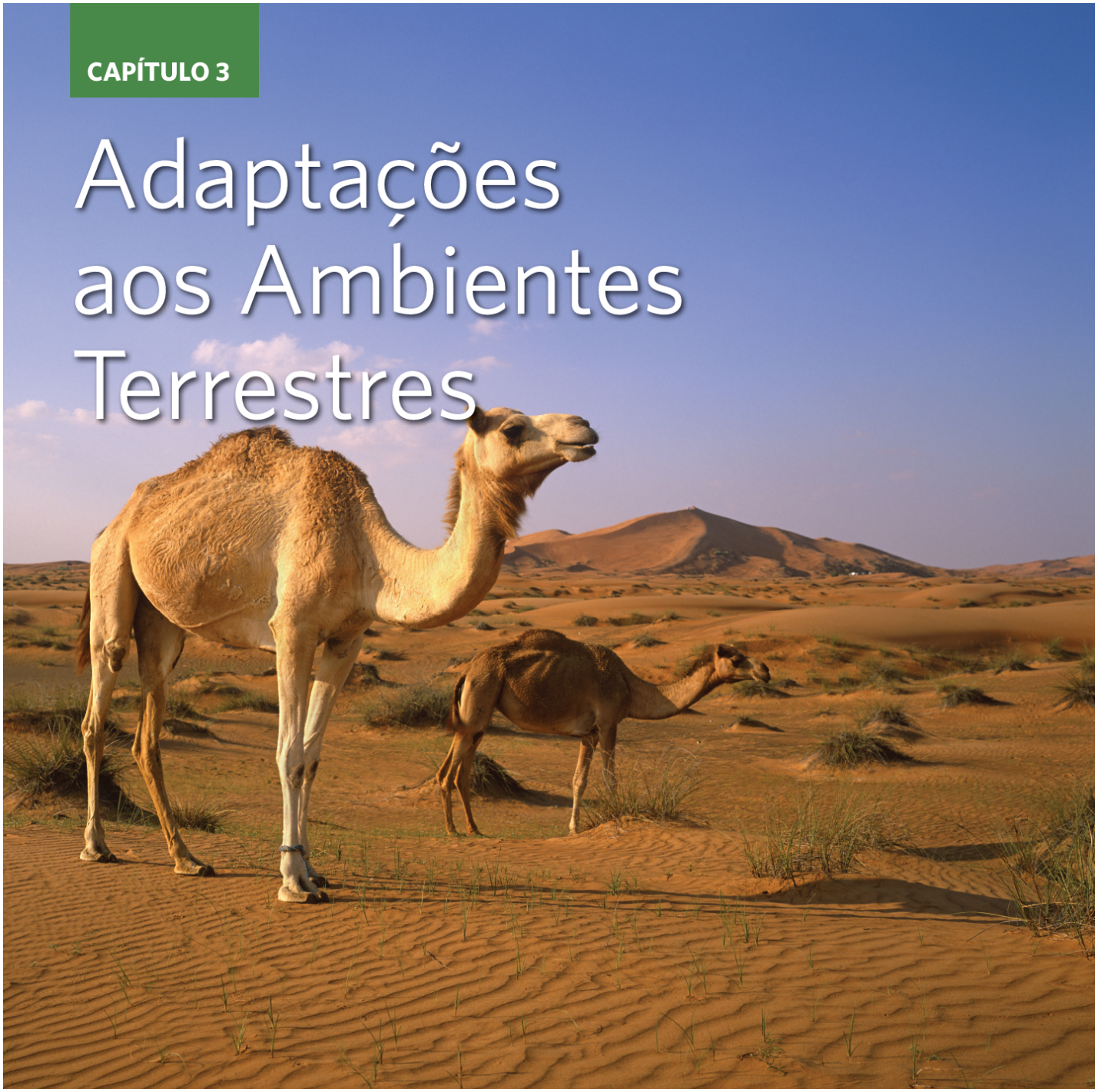
REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | DETERMINANDO OS VALORES DE Q_{10} NO SALMÃO

Os pesquisadores do salmão mediram as demandas de oxigênio do peixe em um intervalo de diferentes temperaturas de água. Usando os dados na tabela ao lado, e usando a referência à Figura 2.18, crie um gráfico que demonstre como a demanda de oxigênio muda com a temperatura. Com base neste gráfico, calcule o valor de Q_{10} para o salmão entre 5 e 15°C.

Temperatura (°C)	Demanda de oxigênio (mg de O_2/kg/min)
5	2,0
10	2,7
15	4,0
20	5,6

CAPÍTULO 3

Adaptações aos Ambientes Terrestres



Adaptações do camelo dromedário. Os camelos dromedários, como este indivíduo nas montanhas Hajar dos Emirados Árabes Unidos, têm uma grande variedade de adaptações que possibilitam a eles viver em ambientes quentes e secos. (Fotografia de Allan Hartley/age fotostock.)

A Evolução dos Camelos

Quando você pensa a respeito dos camelos, pode imaginar os animais icônicos dos desertos africanos e asiáticos. Na verdade, o ancestral de todas as espécies de camelos teve origem na América do Norte, há cerca de 30 milhões de anos, e os camelos vagaram por diversas partes da América do Norte até cerca de 8.000 anos atrás. Evidências atuais sugerem que alguns desses ancestrais cruzaram o estreito de Bering pelo Alasca há cerca de 3 milhões de anos, e percorreram seu caminho até a Ásia e a África. Esses indivíduos evoluíram para as duas espécies de camelos dos tempos modernos: o camelo bactriano (*Camelus bactrianus*), ameaçado, e o camelo dromedário (*C. dromedarius*), muito mais comum. Ao mesmo tempo, outros indivíduos se dirigiram para a América do Sul e evoluíram em um segundo grupo: guanacos (*Lama guanicoe*), lhamas (*L. glama*), vicunhas (*Vicugna vicugna*) e alpacas (*L. pacos*).

Todos esses animais vivem em ambientes secos e desenvolveram diversas adaptações que os auxiliam na superação das condições rigorosas. Por exemplo, o camelo dromedário – o mais estudado do grupo – corre o risco de

superaquecimento nos desertos muito quentes onde vive. Durante o dia, os raios do Sol atingem o seu corpo e aquecem sua superfície. O camelo pode responder de modo comportamental, ficando de frente para o Sol, criando um perfil menor para os raios do Sol aquecerem. O solo do deserto arenoso também é quente e irradia o calor que absorve, o que torna o camelo ainda mais quente. Felizmente, seu corpo é muito grande em relação à sua área de superfície, de modo que esse calor eleva sua temperatura corporal lentamente. Embora os camelos, como todos os mamíferos, tentem manter uma temperatura corporal constante, conseguem tolerar uma elevação na sua temperatura corporal de 6 °C antes de sofrer quaisquer efeitos prejudiciais. Por outro lado, a maioria dos mamíferos consegue tolerar apenas um aumento de cerca de 3 °C. À noite, à medida que o ar e a areia se resfriam rapidamente, o camelo irradia seu excesso de calor para o ar, ou se deita e transfere o excesso de calor corporal para a areia.

> **"Uma das diversas adaptações surpreendentes dos camelos é a sua capacidade de resfriar seus cérebros."**

Uma das diversas adaptações surpreendentes dos camelos e de outros mamíferos em ambientes quentes é a sua capacidade de resfriar seus cérebros. Enquanto grande parte do corpo consegue tolerar aumentos de curto prazo na temperatura, o cérebro não consegue. O camelo desenvolveu um arranjo de veias e artérias que o auxilia na solução desse problema. À medida que o animal respira, as veias ao lado da longa cavidade nasal são resfriadas por meio da evaporação do vapor de água. As veias que transportam o sangue resfriado em seguida dirigem-se à parte de trás da cabeça do camelo, onde passam próximo às artérias que fornecem sangue para o cérebro. Embora o sangue não se misture entre as veias e as artérias, ocorre uma troca de calor entre os dois vasos. Isso resfria o sangue arterial antes que ele atinja o cérebro, e o mantém vários graus mais frio do que o restante do corpo.

Guanacos da Patagônia. Os guanacos da região da Patagônia chilena compartilham um ancestral comum com os camelos asiáticos. Como resultado de seu ancestral em comum, os guanacos e os camelos asiáticos também compartilham diversas adaptações para lidar com um ambiente seco. (Fotografia de Morty Ortega.)

A ausência de água também é um desafio no ambiente desértico. Como uma adaptação, o camelo dromedário consegue armazenar grandes quantidades de água em seu corpo, a maior parte em seus tecidos. À medida que a água é perdida da corrente sanguínea, a água dos tecidos entra no sangue. De 30 a 40% da massa corporal do camelo é composta de água que pode ser usada por vários dias enquanto ele não consegue beber água. Em outros mamíferos, uma mera perda de 15% de água pode ser letal. Os camelos também conservam a água que ingerem ao produzir fezes relativamente secas e urina com alto teor de produtos residuais e baixo conteúdo de água. Além disso, enquanto a sudorese pode ser um modo efetivo para resfriar o corpo pela evaporação, os camelos com pouca água conseguem reduzi-la. Em conjunto, essas adaptações possibilitam aos camelos sobreviverem quando a água é escassa.

Os camelos representam apenas um caso no qual os organismos terrestres desenvolveram várias adaptações para os desafios impostos pelos ambientes terrestres. Neste capítulo, iremos explorar os desafios da vida sobre a terra e as adaptações das plantas e dos animais terrestres que tornam possíveis suas vidas.

Fontes: Cain JW *et al*. Mechanisms of thermoregulation and water balance in desert ungulates. *Wildlife Society Bulletin* 2006; 34: 570-581.

Ouajd S, Kamel B. Physiological particularities of dromedary (*Camelus dromedarius*) and experimental implications. *Scandinavian Journal of Laboratory Animal Science* 2009;36: 19-29.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A maioria das plantas terrestres obtém nutrientes e água do solo.
- A luz solar fornece a energia para a fotossíntese.
- Os ambientes terrestres impõem um desafio para que os animais equilibrem a água, o sal e o nitrogênio.
- As adaptações às diferentes temperaturas possibilitam a existência de vida terrestre por todo o planeta.

▶ Conforme discutimos no Capítulo 2, a vida na Terra provavelmente teve origem na água. Após essa origem inicial, as formas de vida desenvolveram adaptações que as possibilitaram viver em terra. A transição da água para a terra impôs diversos novos desafios. As plantas evoluíram para obter água e nutrientes do solo, e para realizar a fotossíntese sob condições quentes e secas. Os animais se desenvolveram para equilibrar a água, os sais e os resíduos, e para se ajustarem às temperaturas extremas nos ambientes terrestres. Neste capítulo, examinaremos a diversidade de adaptações que possibilitam que as plantas e os animais vivam em ambientes terrestres.

A maioria das plantas terrestres obtém nutrientes e água do solo

Algumas poucas plantas incomuns, por exemplo as epífitas discutidas no Capítulo 1 (Figura 1.9), obtêm água e nutrientes necessários sem estarem enraizadas no solo. Entretanto, a vasta maioria das plantas obtém nutrientes e água do solo através de seus sistemas de raízes. Como resultado, as plantas apresentam diversas adaptações que as ajudam a executar essa tarefa.

NUTRIENTES DO SOLO

Além do oxigênio, carbono e hidrogênio que as plantas incorporam em carboidratos para abastecer a sua sobrevivência e o seu crescimento, elas necessitam de muitos outros nutrientes inorgânicos, incluindo o nitrogênio, o fósforo, o cálcio e o potássio para fabricar proteínas, ácidos nucleicos e outros compostos orgânicos essenciais. Embora o oxigênio e o carbono estejam disponíveis no ar, outros nutrientes são obtidos na forma de íons dissolvidos na água retida pelo solo ao redor das raízes das plantas. O nitrogênio existe no solo na forma de íons amônio (NH_4^+) e nitrato (NO_3^-), o fósforo existe na forma de íons fosfato (PO_4^{3-}), e o cálcio e o potássio existem na forma dos íons elementares Ca^{2+} e K^+, respectivamente. A disponibilidade desses e de outros nutrientes inorgânicos varia com a sua forma química no solo, com a temperatura, o pH e a presença de outros íons. Uma escassez de nutrientes inorgânicos, tais como o nitrogênio, frequentemente limita a produção das plantas em ambientes terrestres. Falaremos mais sobre a captação de nutrientes por parte das plantas nos capítulos posteriores.

ESTRUTURA DO SOLO E CAPACIDADE DE RETENÇÃO DA ÁGUA

Para compreender como as plantas obtêm água e nutrientes, primeiramente é necessário compreender como a água se comporta no solo. O movimento da água no solo pode ser descrito em termos do seu **potencial de água**, que é uma medida da energia potencial da água que afeta a transferência da água no solo de um local para outro e depende de diversos fatores incluindo gravidade, pressão, potencial osmótico (discutido no Capítulo 2), e *potencial mátrico*, assim denominado porque o conjunto de todas as partículas do solo é conhecido como a *matriz do solo*. O **potencial mátrico** (ou da **matriz**) é a energia potencial produzida pelas forças de atração entre as moléculas de água e as partículas do solo. Ele existe em virtude de as moléculas de água, que apresentam cargas elétricas, serem atraídas para as superfícies das partículas do solo, que também têm cargas elétricas. Essa atração explica o motivo de o solo ser capaz de reter água contra a força da gravidade.

Como as cargas elétricas são responsáveis pela atração entre as moléculas de água e as partículas do solo, as moléculas de água mais próximas às superfícies das partículas do solo aderem mais fortemente. Quando há plenitude de água, a maior parte das moléculas de água não está próxima da superfície das partículas. Em consequência, essas moléculas de água não são retidas firmemente e as raízes das plantas conseguem captar a água com facilidade. Entretanto, à medida que mais água é utilizada, as moléculas de água que permanecem estão posicionadas mais próximo às partículas do solo e firmemente aderidas.

Conforme aprendemos durante a discussão sobre a pressão osmótica no Capítulo 2, os cientistas quantificam o potencial de água em unidades de pressão, denominadas megapascals (MPa). Em um solo que se encontra totalmente saturado com água, conforme ilustrado na Figura 3.1A, o potencial mátrico é 0 MPa. Quando um solo saturado drena sob a força da gravidade, o potencial mátrico resultante é de aproximadamente –0,01 MPa. Nesse ponto, a força da gravidade sobre as moléculas de água é igualmente oposta pela força de atração das partículas do solo sobre as moléculas de água. A quantidade máxima de água retida pelas partículas do solo contra a força da gravidade é denominada **capacidade de campo**

do solo. A capacidade de campo, ilustrada na Figura 3.1B, representa a quantidade máxima de água disponível para as plantas.

À medida que a água se torna menos abundante, como quando as plantas captam uma parte da água do solo, os valores do potencial mátrico se tornam mais negativos. A água sempre se move das áreas de maior potencial (valores menos negativos) para as áreas de menor potencial (valores mais negativos). Assim, para que as plantas extraiam água do solo, elas devem produzir um potencial de água inferior àquele do solo. À medida que o solo seca, elas retêm a água remanescente de modo ainda mais forte, porque uma fração maior da água se situa próximo à superfície das partículas de solo. A maioria das plantações consegue extrair a água do solo com potenciais de água tão baixos quanto –1,5 MPa. Em potenciais de água de solo mais baixos, essas plantas murcham, embora uma parte da água ainda permaneça no solo, conforme ilustrado na Figura 3.1C. Os cientistas se referem a um potencial de água de –1,5 MPa como o **ponto de murchamento** do solo, porque esse é o potencial mais baixo no qual a maioria das plantas consegue ainda obter água do solo. Entretanto, o ponto de murchamento de –1,5 MPa é apenas um princípio básico em geral. Muitas espécies de plantas adaptadas às secas conseguem extrair a água quando o potencial de água é inferior a –1,5 MPa.

Potencial de água Uma medida da energia potencial da água.

Potencial mátrico A energia potencial produzida pelas forças de atração entre as moléculas de água e as partículas do solo. *Também conhecido como* **Potencial da matriz**.

Capacidade de campo A quantidade máxima de água retida pelas partículas do solo contra a força da gravidade.

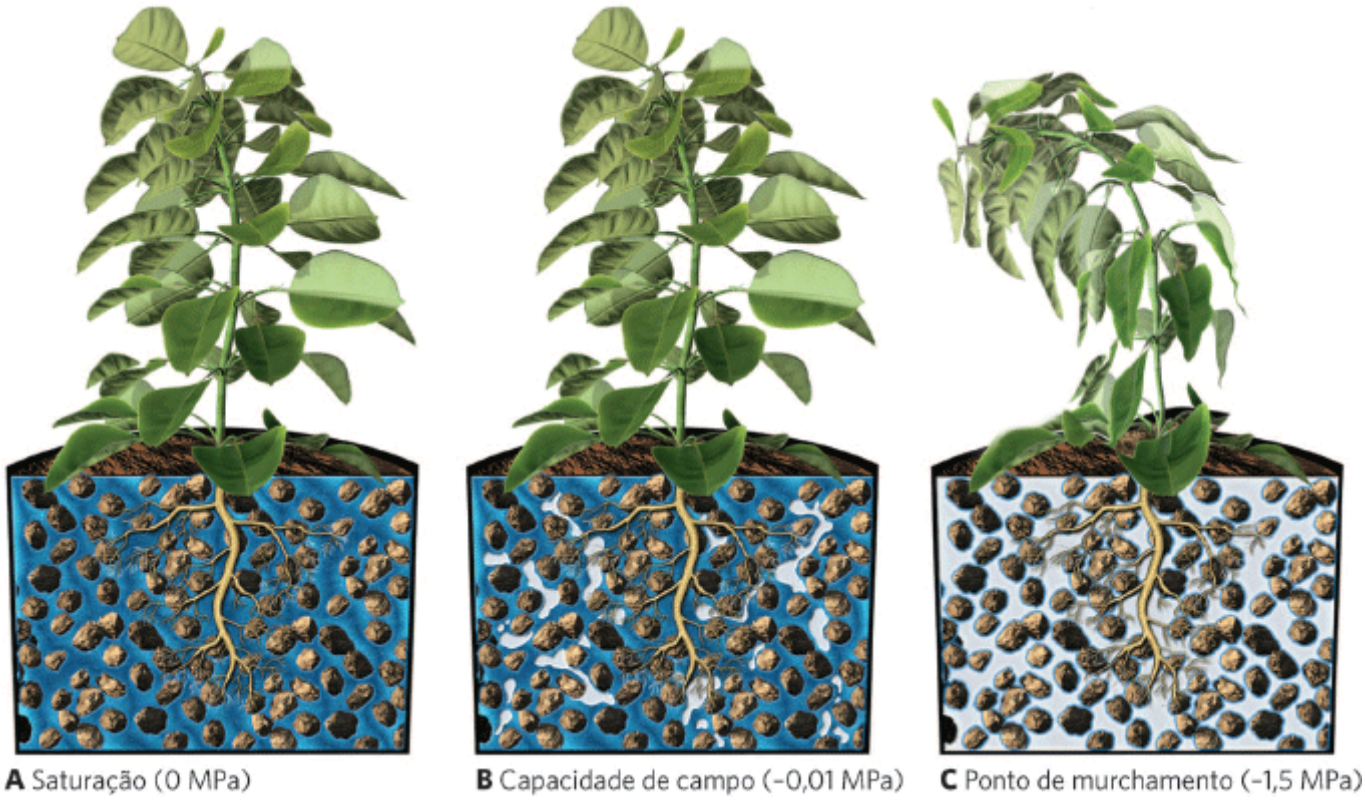


Figura 3.1 Água do solo. A. Imediatamente após um evento de chuva, os solos podem se tornar saturados com água e todos os espaços entre as suas partículas do solo. **B.** A capacidade de campo do solo representa a quantidade de água que permanece após ela ter sido drenada pela gravidade. **C.** O ponto de murchamento ocorre quando as forças opostas de atração das partículas do solo impedem que as plantas extraiam qualquer quantidade adicional de água.

A quantidade de água no solo e a sua disponibilidade para as plantas dependem de sua estrutura física. Isso também explica por que a quantidade de água que o solo consegue reter depende de sua área de superfície; em relação a um determinado volume de solo, quanto mais área de superfície o solo possui, mais água consegue reter. A área de superfície do solo depende do tamanho das partículas que o compõem. As partículas do solo incluem areia, silte e argila, além do material orgânico dos organismos em decomposição. Como mostrado na Figura 3.2, as partículas de areia são as maiores, com diâmetros que excedem 0,05 mm. As de silte apresentam diâmetros de 0,002 a 0,05 mm e as de argila são as menores, com um diâmetro inferior a 0,002 mm. Um solo raramente é composto por um único tamanho de partícula. Em vez disso, como mostrado na Figura 3.3, os solos são tipicamente compostos por misturas de diferentes proporções de cada tamanho de partícula. Por exemplo, um solo composto de 40% de areia, 40% de silte e 20% de argila é classificado como um solo

franco. Por outro lado, um solo que contém uma proporção mais alta de silte e mais baixa de areia é classificado com um solo *franco siltoso*.

As partículas menores têm maior área de superfície em relação ao seu volume em comparação às maiores. Como resultado, a área de superfície total das partículas em um determinado volume de solo aumenta à medida que o tamanho de partícula diminui. Portanto, os solos com alta proporção de partículas de argila retêm mais água do que os solos com alta proporção de partículas de silte, que retêm mais água do que os solos com alta proporção de partículas de areia. Solos com alta proporção de partículas de areia tendem a secar, porque a água é drenada rapidamente, deixando pequenas bolsas de ar entre as grandes partículas de areia. Os solos argilosos representam o extremo oposto; cada pequenina partícula de argila consegue atrair um fino filme de água na sua superfície, deixando pouco espaço para bolsas de ar. Embora os solos argilosos retenham muita água, as partículas de argila conseguem reter as moléculas de água tão firmemente que pode ser difícil para as plantas extrair a água do solo.

Na Figura 3.4, podemos ver como o tamanho das partículas do solo afeta sua quantidade de água, medida em termos da porcentagem do volume do solo ocupada pela água. À medida que nos movemos da areia para o silte e para a argila, ocorre um aumento na capacidade de campo. Entretanto, também há um aumento no ponto de murchamento. A diferença entre a capacidade de campo e o ponto de murchamento é a quantidade de água disponível para as plantas. Portanto, até mesmo quando a precipitação é frequente, os solos arenosos não conseguem reter muito da água que penetra no solo. No outro extremo, os solos argilosos conseguem reter muita água, mas se a precipitação não for suficientemente frequente para que o solo alcance sua capacidade de campo, a maior parte da água no solo estará indisponível. Isso significa que solos com alto teor de areia ou de argila são solos pobres para o cultivo de muitas plantas, incluindo as plantações das quais os humanos dependem para a alimentação. Em vez disso, os solos que contêm uma mistura de partículas de argila, silte e areia – como o franco – são alguns dos melhores solos para cultivar plantas.

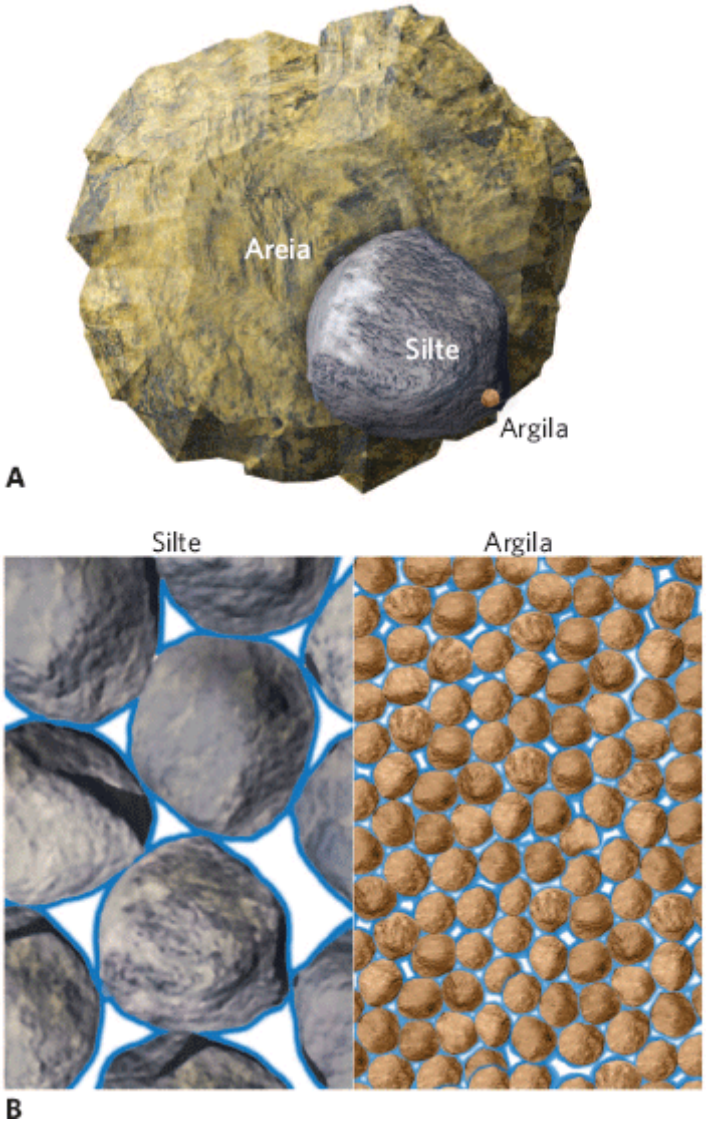


Figura 3.2 Tamanho das partículas do solo. **A.** As partículas do solo são separadas em três tamanhos: argila, silte e areia. **B.** Cada partícula do solo atrai um filme de água ao redor de sua superfície. A área superficial maior das pequenas partículas de

argila retém uma quantidade total maior de água do que as partículas de areia muito maiores, que têm uma área superficial muito menor em relação ao seu volume.

Ponto de murchamento O potencial de água no qual a maioria das plantas deixa de conseguir recuperar a água do solo, que é de aproximadamente 21,5 MPa.

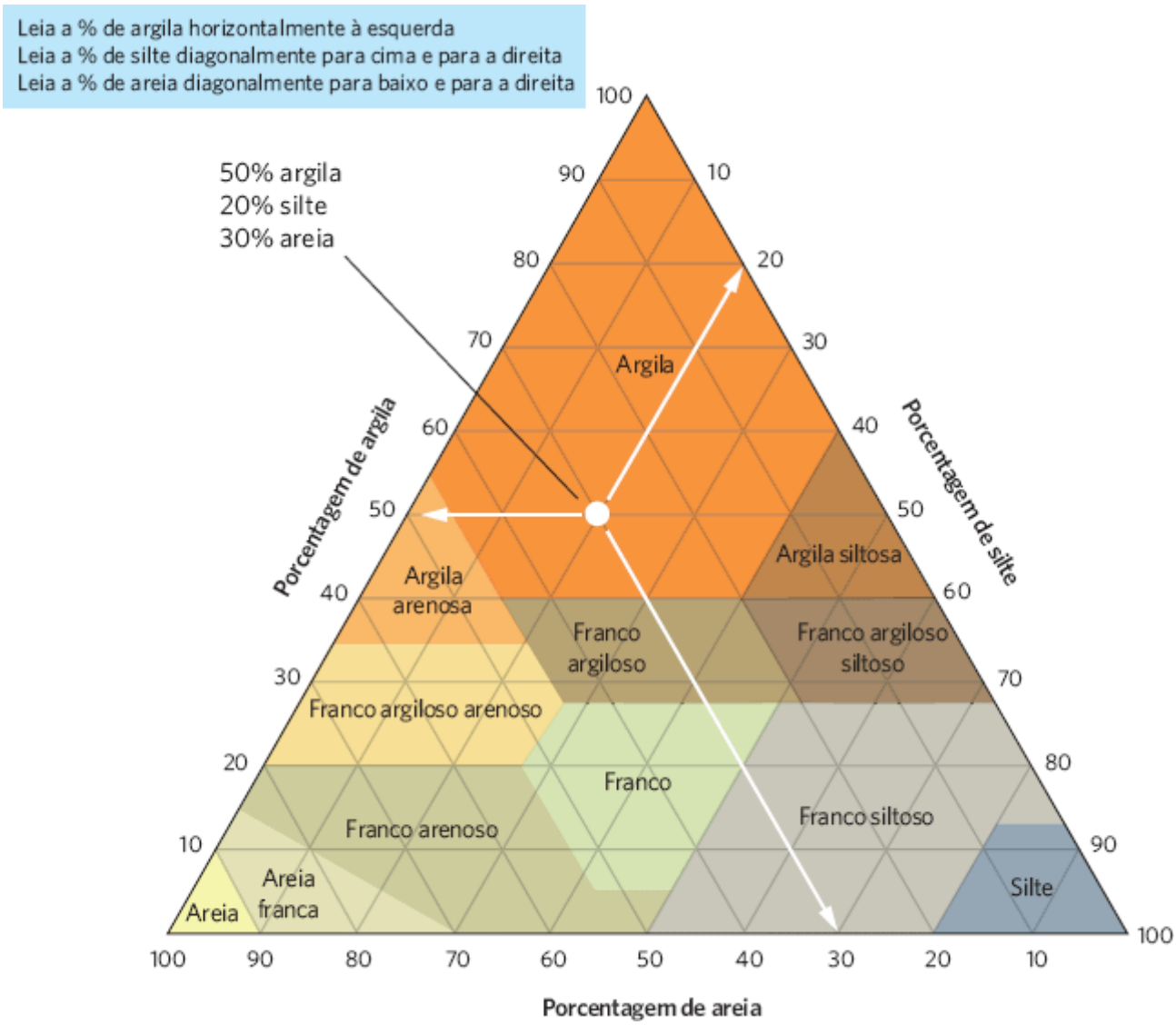


Figura 3.3 Combinações de tamanhos de partículas do solo utilizadas para classificar os solos. A maioria dos solos é composta por diferentes percentuais de areia, silte e argila. Cada nome representa uma classe com uma composição específica dos três tamanhos de partícula.

PRESSÃO OSMÓTICA E CAPTAÇÃO DA ÁGUA

No Capítulo 2 verificamos que forças osmóticas fazem as moléculas de água se deslocarem das áreas de baixa concentração do soluto para áreas de alta concentração. Ao mesmo tempo, íons e outros solutos se difundem pela água das regiões de alta concentração de solutos para as regiões de baixa concentração. No caso de uma planta, se uma célula da raiz apresentar uma concentração de solutos mais alta do que a água do solo, as forças osmóticas conseguem puxar a água para dentro da raiz. É esse potencial osmótico nas raízes das plantas que faz a água entrar nas raízes a partir do solo contra as forças de atração das partículas do solo e a força da gravidade.

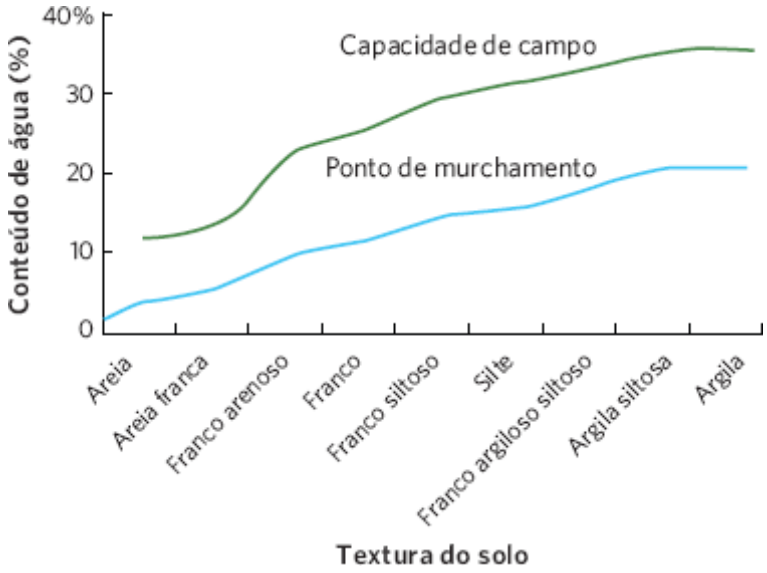


Figura 3.4 Capacidade de retenção de água dos diferentes solos. Os solos compostos por diferentes combinações de areia, silte e argila diferem em sua capacidade de retenção de água. Os solos que contêm grandes quantidades de areia apresentam baixa capacidade de campo e baixo ponto de murchamento. Por outro lado, solos com grandes quantidades de argila apresentam alta capacidade de campo e alto ponto de murchamento.

Sem quaisquer outras adaptações, esperaríamos que as concentrações de soluto dentro das células da raiz e na água do solo finalmente entrassem em equilíbrio. Nesse ponto, os potenciais osmóticos das células da raiz e de suas adjacências seriam iguais, e não haveria transferência líquida de água para a planta. Entretanto, as células radiculares apresentam duas adaptações que impedem esse equilíbrio. Em primeiro lugar, as membranas celulares semipermeáveis impedem que moléculas maiores de soluto saiam da raiz da planta. Em segundo lugar, as membranas celulares conseguem transportar ativamente íons e pequenas moléculas contra um gradiente de concentração para dentro das células da raiz. Essas duas adaptações mantêm as altas concentrações de soluto dentro das raízes e possibilitam a continuação das intensas forças osmóticas.

Conforme observado anteriormente, as plantas que crescem em locais com potenciais de água muito negativos tipicamente têm adaptações para lhes auxiliar na extração de água além de –1,5 MPa. As plantas que vivem nos desertos, por exemplo, conseguem reduzir o potencial de água de suas raízes até –6 MPa, superando os potenciais de água do solo até –6 MPa. As plantas que vivem em ambientes com muito sal também conseguem vencer o desafio de extrair a água de um ambiente que contém concentrações anormalmente altas de solutos na forma de íons sal. Em ambas as situações, as plantas desenvolveram adaptações que possibilitam a elas aumentar as concentrações de aminoácidos, carboidratos ou ácidos orgânicos nas células de suas raízes. Entretanto, a manutenção dessas altas concentrações de substâncias dissolvidas ocorre a um alto custo metabólico para as plantas porque elas precisam alocar uma parte da energia que normalmente seria utilizada para o crescimento e usá-la para fabricar esses compostos orgânicos adicionais.

As plantas que não têm as adaptações adequadas crescem fracamente quando expostas às condições com alto teor de sal. Por exemplo, nos desertos do sudoeste americano, uma grande quantidade de terra é irrigada para plantações, incluindo algodoeiros e pomares. Entretanto, a maior parte da água de poços contém pequenas quantidades de sal. À medida que essa água dos poços é irrigada sobre os campos, ela penetra no solo e dissolve os sais. Se o sistema de irrigação utiliza grandes quantidades de água, ela consegue penetrar mais fundo no solo e os sais podem ser carreados. Se a irrigação utiliza quantidades menores de água – apenas o suficiente para alimentar as raízes das plantas – a água permanece próxima à superfície do solo. Se grande parte dessa água é então assimilada pelas plantas ou se evapora, o sal é deixado para trás na superfície do solo. Com a repetição dos eventos de irrigação, a concentração de sal do solo aumenta continuamente. Após muitos anos, o solo pode ter uma concentração de solutos tão alta que muitas plantações não conseguem criar um potencial de água mais baixo do que o do solo e, portanto, não obtêm água suficiente. O processo de irrigação contínua que causa o aumento da salinidade do solo é conhecido como **salinização**. Solos com alto teor de sal ocorrem ao longo de 831 milhões de hectares (ha) de terra e em 100 países do mundo. Este é um problema particular de todas as áreas áridas do mundo nas quais a irrigação é limitada tipicamente a pequenas quantidades de água, o que concentra os sais na superfície do solo.

A TRANSPIRAÇÃO E A TEORIA DE COESÃO-TENSÃO

Observamos como o potencial osmótico retira a água do solo para dentro das células das raízes das plantas. Como aquela água se movimenta das raízes até as folhas? Relembrando as aulas de biologia, as plantas conduzem a água até suas folhas por meio dos elementos tubulares do xilema, que são os remanescentes vazios das células do xilema nos centros das raízes

e dos caules, conectados para formar o equivalente a tubulações de água. O fluxo de água através das células do xilema depende da *coesão* das moléculas de água e das diferenças no potencial de água entre as folhas e as raízes.

A **coesão** da água é o resultado da atração mútua entre as moléculas de água. A atração das pontes de hidrogênio faz a molécula de água se mover para cima pelo xilema de uma planta, puxando outras moléculas de água com ela. A coesão da água auxilia toda a coluna de água a se movimentar pelos longos vasos de uma árvore alta. O processo, mostrado na Figura 3.5, tem início quando o potencial osmótico nas raízes retira a água do solo para dentro da planta e cria uma **pressão de raiz** que força a água para dentro dos elementos do xilema. Entretanto, essa pressão é contrabalançada pela gravidade e pelo potencial osmótico dentro das células radiculares. Em virtude dessas duas importantes forças de contraposição, a pressão de raiz sob essas melhores circunstâncias consegue elevar a água até uma altura não superior a cerca de 20 m, muito embora as árvores mais altas possam alcançar alturas superiores a 100 m.

Felizmente para as plantas, as folhas também conseguem produzir um potencial de água à medida que a água evapora das superfícies das células das folhas e para dentro dos pequenos espaços ocos dentro da folha, e que finalmente se movimenta para fora da folha e para o ar. Esse processo é conhecido como **transpiração**. A coluna de água em um elemento do xilema é contínua desde as raízes até as folhas, tendo em vista que é mantida unida pelas pontes de hidrogênio entre as moléculas de água. Portanto, os baixos potenciais de água nas folhas literalmente conseguem trazer a água para cima através dos elementos do xilema, contra o potencial osmótico das células radiculares vivas e da força da gravidade. O potencial de água é suficientemente baixo na maioria das condições para puxar a água para cima através das raízes, xilema e folhas. O potencial de água da transpiração cria um gradiente contínuo de potencial de água desde a superfície das folhas em contato com a atmosfera até bem abaixo, nas superfícies dos pelos radiculares em contato com a água do solo. O movimento da água ocorre em virtude da coesão da água e da *tensão* da água (que é outra denominação das diferenças no potencial de água). Esse mecanismo de transferência da água desde as raízes até as folhas em virtude da coesão e da tensão da água é conhecido como a **teoria de coesão-tensão**.

Com base na teoria de coesão-tensão do transporte da água nas plantas, as plantas muito altas devem apresentar mais dificuldade para transportar a água para cima em seus caules, tendo em vista que uma coluna de água alta na planta sofre força da gravidade. Pesquisas recentes estimam que esse sistema limita as plantas até uma altura máxima de 130 m. Sustentando essa previsão, a árvore mais alta que já foi medida de modo confiável foi um abeto-douglas de 126 m.

Salinização O processo de irrigação contínua que causa aumento da salinidade do solo.

Coesão A atração mútua entre as moléculas de água.

Pressão de raiz Quando o potencial osmótico nas raízes de uma planta retira a água do solo e a força para dentro dos elementos do xilema.

Transpiração O processo pelo qual as folhas conseguem produzir um potencial de água à medida que esta evapora das superfícies das células das folhas para dentro dos espaços ocos dentro das folhas.

Teoria de coesão-tensão O mecanismo de transferência da água desde as raízes até as folhas em virtude da coesão e tensão da água.

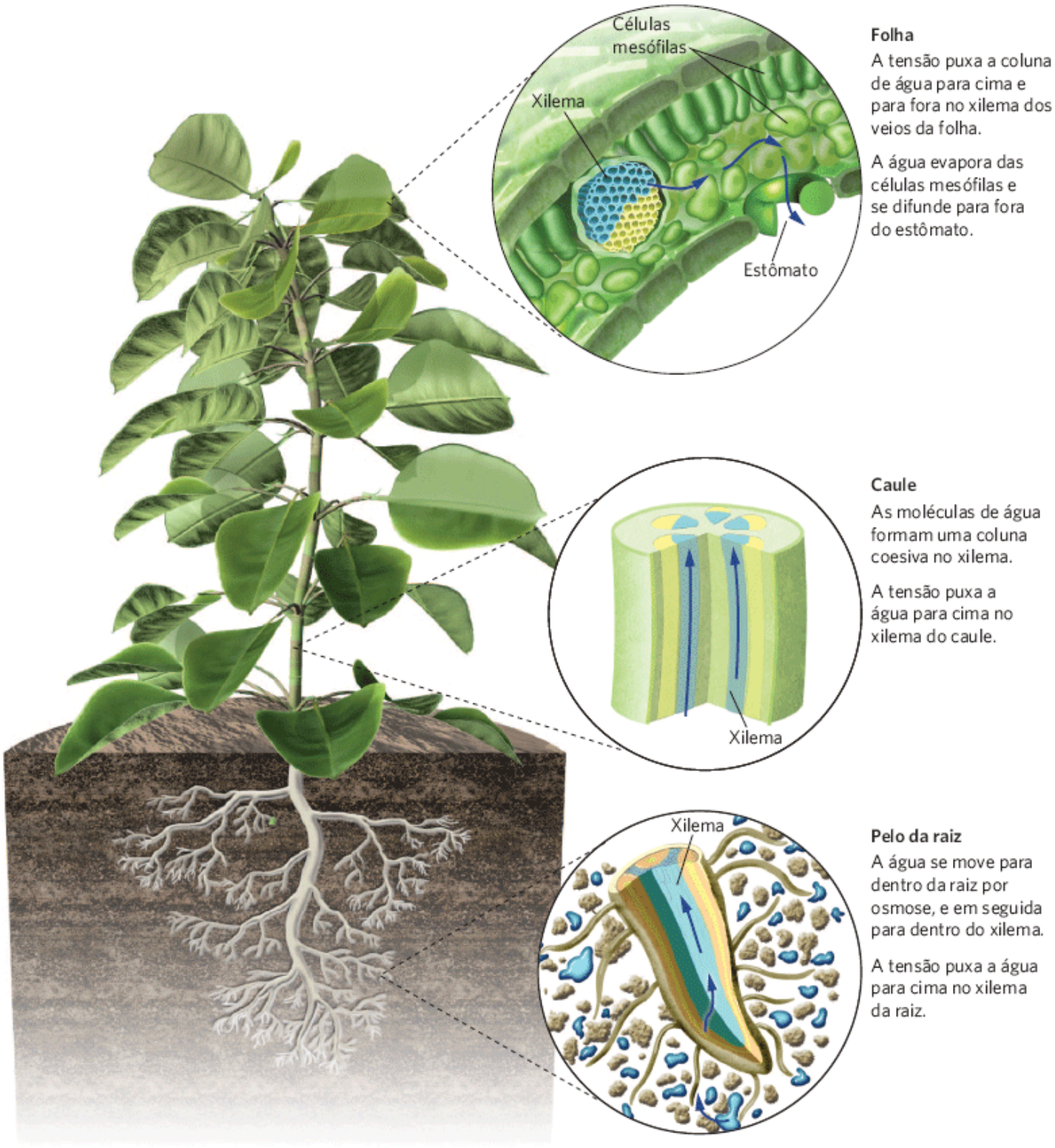


Figura 3.5 Movimento da água nas plantas pela coesão e tensão. As diferenças no potencial de água, também conhecidas como tensão, fazem a água se deslocar do solo para as raízes, das raízes para o caule, e do caule e para as folhas. A coesão da água faz as moléculas de água aderirem umas às outras e se moverem como uma única coluna até as células do xilema.

Embora a transpiração produza uma força poderosa que empurra a água através de uma planta, quando o solo alcança o ponto de murchamento, a água perdida pelas folhas de uma planta deixa de ser substituída por uma nova água entrando nas raízes. Para impedir a perda adicional de água pelas folhas, as plantas apresentam diversas adaptações para o controle da transpiração. A maioria das células no exterior de uma folha é revestida por uma cutícula cerosa, que retarda a perda de água resultando na troca gasosa entre a atmosfera e o interior da folha que ocorre principalmente por meio de pequenas aberturas na superfície das folhas denominadas **estômatos** (Figura 3.6). Os estômatos são os pontos de entrada para o CO_2 e de saída para o vapor de água que escapa para a atmosfera pela transpiração. Quando as plantas sofrem escassez de água, elas conseguem reduzir a perda de água para a atmosfera fechando seus estômatos. À medida que o potencial de água da folha enfraquece, as *células-guarda* que margeiam um estômato colapsam ligeiramente, fazendo com que, em conjunto, pressionem e fechem o estômato. Embora o fechamento dos estômatos proporcione um importante benefício da redução da perda de água, isso ocorre à custa de bloquear a entrada do CO_2 necessário para a fotossíntese na folha. Como veremos em

breve, as plantas que vivem em ambientes quentes e secos desenvolveram adaptações adicionais para lidar com esse efeito colateral indesejável.

Estômatos Pequenas aberturas na superfície das folhas, que atuam como os pontos de entrada para o CO_2 e de saída para o vapor de água.

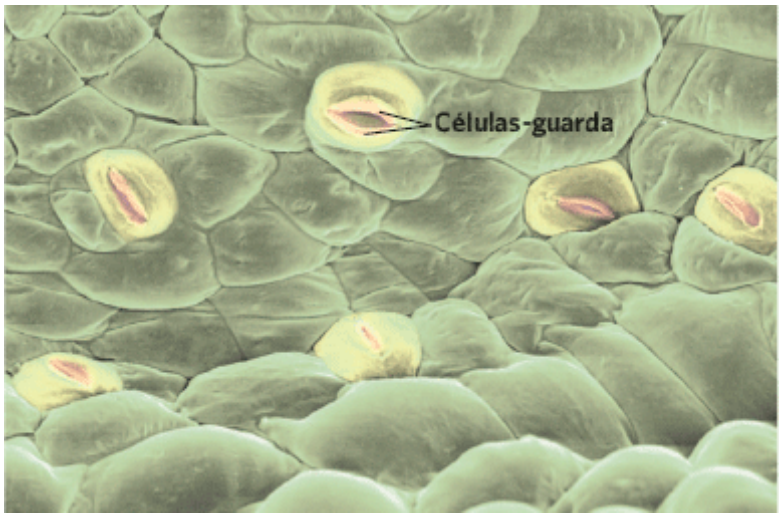


Figura 3.6 Estômatos. Os estômatos são poros nas superfícies das folhas, cada um margeado por duas células-guarda. Sob condições de baixa disponibilidade de água, as células-guarda fecham a abertura e impedem a perda de água das folhas. (Fotografia de Callista Images Cultura/Newscom.)

A luz solar fornece a energia para a fotossíntese

Seja na água ou em terra, a energia solar é essencial para a existência da maior parte da vida na Terra. Para compreender como essa energia é capturada, precisamos examinar a energia disponível, a que é absorvida, e como ela é convertida em uma forma útil pela fotossíntese. As plantas desenvolveram diversas abordagens adaptativas para realizar a fotossíntese nos ambientes terrestres; esses mecanismos coincidem com as condições ambientais das diferentes regiões do mundo.

ENERGIA SOLAR DISPONÍVEL E ABSORVIDA

A energia solar, conhecida como **radiação eletromagnética**, vem em pacotes de pequenas unidades chamadas fótons. A energia dos fótons é diretamente proporcional à sua frequência e inversamente proporcional ao seu comprimento de onda; os fótons de energia mais alta têm frequência mais alta e comprimento de onda mais curto. Os comprimentos de onda são expressos em unidades de nanômetros (nm); um nanômetro é um bilionésimo de um metro. Os diferentes comprimentos de onda da luz podem ser separados com um prisma. Como você pode ver na Figura 3.7, a radiação infravermelha apresenta comprimento de onda longo, que sabemos conter menos energia. Os comprimentos de onda curtos, como a radiação ultravioleta, contêm mais energia. Entre esses dois extremos da radiação infravermelha e ultravioleta, encontram-se os comprimentos de onda coletivamente conhecidos como **luz visível**; como diz o nome, visíveis ao olho humano. A luz visível representa apenas uma pequena parte do espectro da radiação eletromagnética.

Radiação eletromagnética A energia solar que vem em pacotes de pequenas unidades semelhantes a partículas, denominadas fótons.

Luz visível Comprimentos de onda entre a radiação infravermelha e ultravioleta, visíveis ao olho humano.

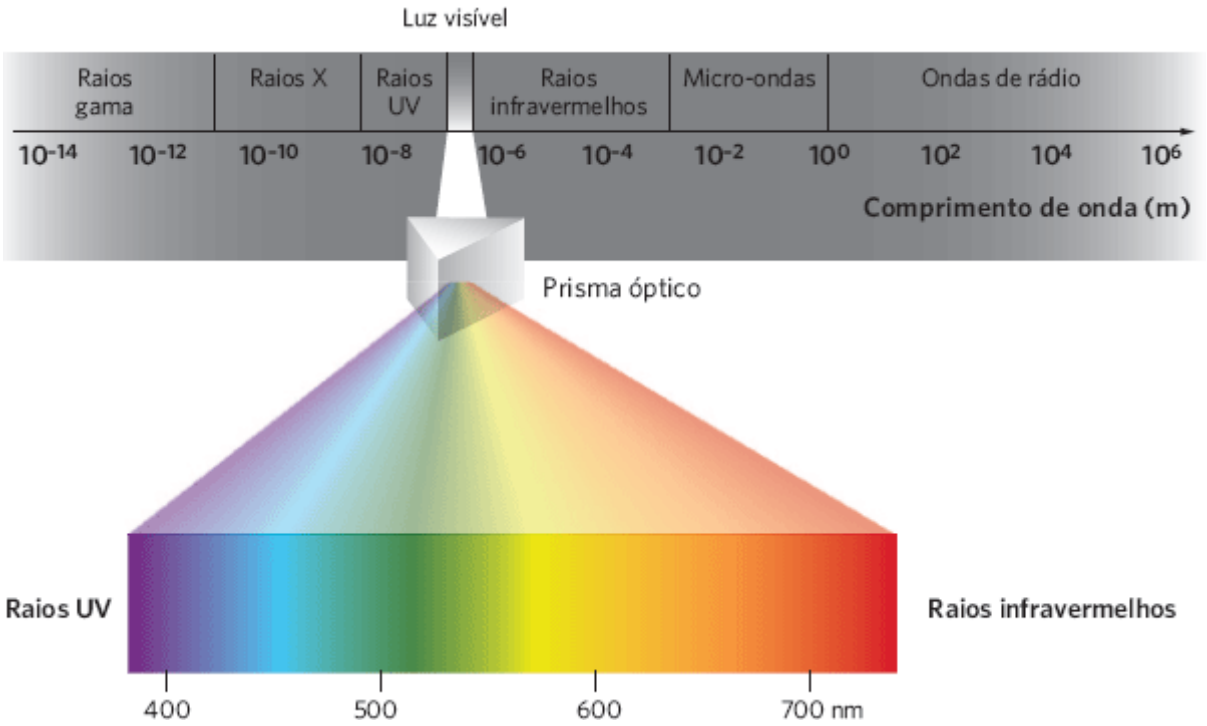


Figura 3.7 Comprimentos de onda da energia solar. O Sol emite radiação eletromagnética que abrange uma ampla variação de energias e comprimentos de onda.

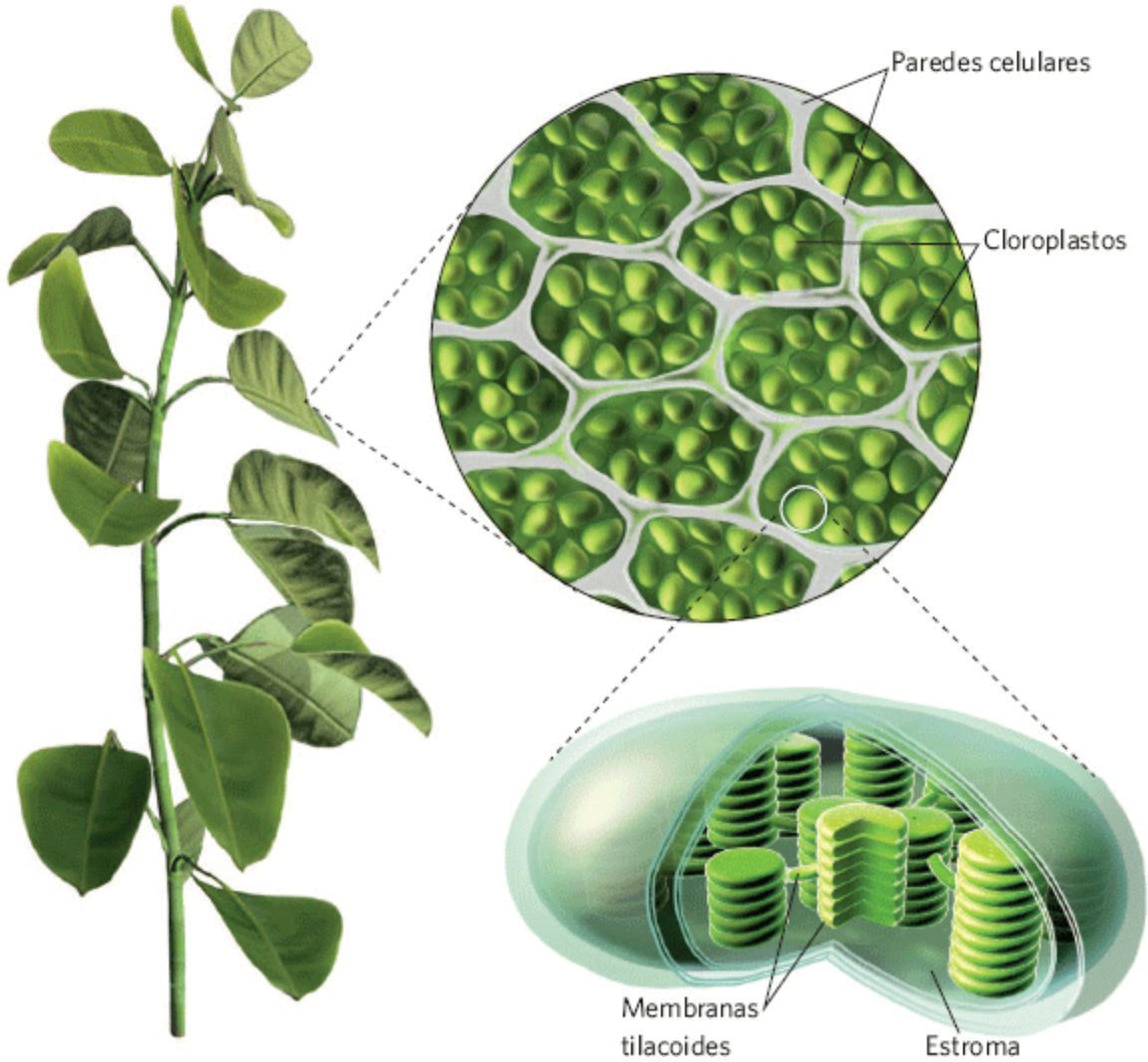


Figura 3.8 Cloroplastos. Os cloroplastos são o local da fotossíntese, eles contêm pilhas de membranas denominadas tilacoides, circundadas por um espaço preenchido por líquido, conhecido como estroma.

A parte visível do espectro inclui a **região fotossinteticamente ativa**, que é composta por comprimentos de onda de luz adequados para a fotossíntese. Esse intervalo de comprimentos de onda se encontra entre aproximadamente 400 nm

(violeta) e 700 nm (vermelha). As plantas, as algas e algumas bactérias absorvem esses comprimentos de onda e assimilam sua energia pela fotossíntese. Esses são também os comprimentos de onda de maior intensidade na superfície da Terra.

Os organismos fotossintéticos eucarióticos contêm organelas celulares especializadas conhecidas como **cloroplastos**. Como você pode ver na Figura 3.8, os cloroplastos contêm pilhas de membranas, conhecidas como *tilacoides*, e um espaço preenchido por líquido que circunda os tilacoides, denominado *estroma*. Inseridas dentro das membranas tilacoides encontram-se diversos tipos de pigmentos que absorvem a radiação solar, incluindo *clorofilas* e *carotenoides*. Os padrões de absorção de diversos desses pigmentos são mostrados na Figura 3.9.

As clorofilas, que são responsáveis primariamente pela captura da energia da luz para a fotossíntese, absorvem a luz vermelha e violeta e refletem a luz verde e azul, motivo pelo qual as folhas na maioria das plantas são de coloração predominantemente verde. Ao longo dos últimos 60 anos, cientistas identificaram quatro tipos de clorofila que diferem nos comprimentos de onda que absorvem: as clorofilas *a, b, c* e *d*. A clorofila *a* é encontrada em todos os organismos que realizam a fotossíntese e é responsável pelas etapas reais da fotossíntese. Os outros tipos de clorofila atuam como *pigmentos acessórios*, o que significa que capturam a energia da luz e, em seguida, transmitem-na até a clorofila *a*. Entretanto, em 2010, cientistas relataram a descoberta de um quinto tipo de clorofila, que denominaram *clorofila f*. Esse pigmento, descoberto em algas que vivem em poças rochosas rasas na costa da Austrália, absorve a luz em comprimentos de onda mais longos que os demais.

Os carotenoides também são pigmentos acessórios e incluem duas classes principais: carotenos e xantofilas. Os carotenoides absorvem principalmente a luz azul e verde, complementando, assim, o espectro de absorção da clorofila. Os carotenoides, que proporcionam às cenouras a sua coloração laranja, refletem a luz amarela e laranja. Por conter carotenoides e diversos tipos de clorofila, os produtores conseguem absorver uma variação mais ampla de energia solar e utilizá-la para alimentar a fotossíntese.

Região fotossinteticamente ativa Comprimentos de onda de luz adequados para a fotossíntese.

Cloroplastos Organelas celulares especializadas encontradas em organismos fotossintéticos.

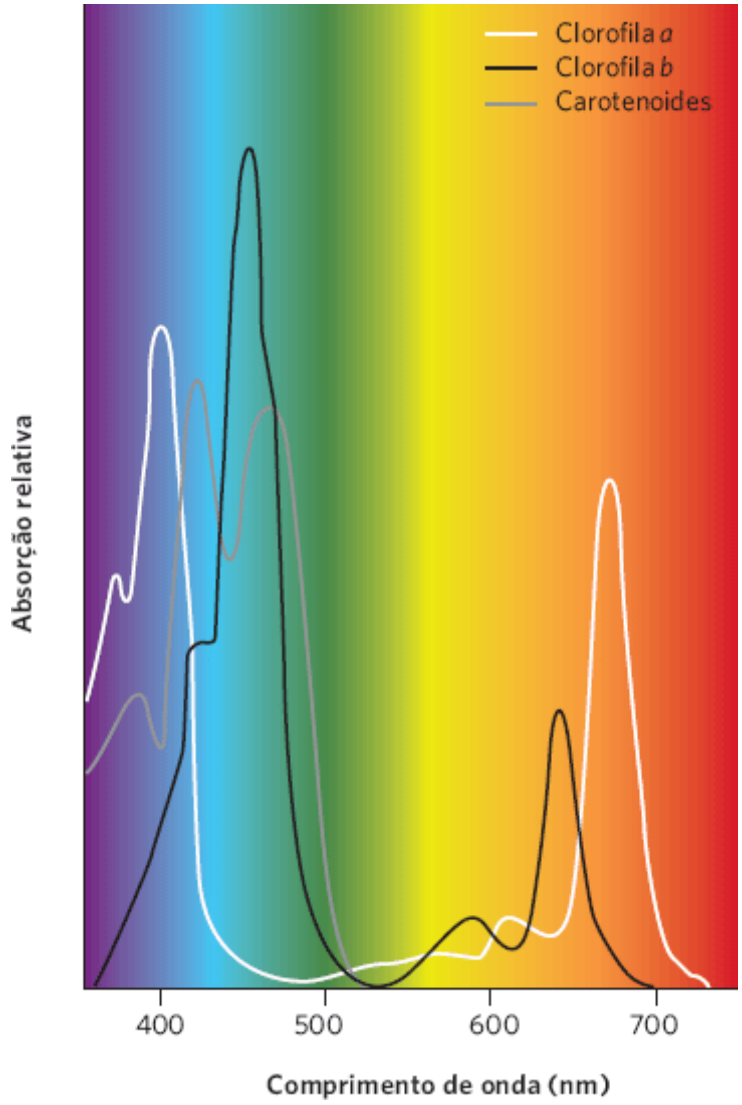


Figura 3.9 Pigmentos de absorção da luz. Os organismos fotossintéticos contêm diversos pigmentos fotossintéticos, incluindo a clorofila *a* e *b* e carotenoides, que atuam como pigmentos acessórios que capturam a energia solar e a transmitem para as clorofilas.

FOTOSSÍNTESE

Nesta seção, revisaremos o processo da fotossíntese e as diferentes vias que se desenvolveram sob diferentes condições ecológicas. Durante a fotossíntese, os pigmentos fotossintéticos absorvem a energia dos fótons de luz, que em seguida é convertida em energia química, armazenada nas ligações de alto teor energético dos compostos orgânicos. Na sua forma mais simples, a fotossíntese é o processo de combinação de CO_2, H_2O e energia solar para produzir glicose (C_6 $H_{12}O_6$) e oxigênio:

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{fótons} \rightarrow C_6\ H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

Esta equação simples resume uma longa cadeia de reações químicas complexas. Como ilustrado na Figura 3.10, o processo ocorre em duas partes: *reações de luz* e *ciclo de Calvin*.

As reações de luz dependem da energia da luz do Sol e incluem uma série de eventos, desde a absorção da luz até a produção de compostos de alto teor energético e oxigênio (O_2). Primeiramente, os pigmentos fotossintéticos dentro dos tilacoides capturam a energia da luz. Quando as moléculas de clorofila absorvem os fótons, liberam elétrons, que em seguida são transmitidos ao longo de uma cadeia de reações. No processo, as moléculas de H_2O são divididas em átomos de hidrogênio (H^+) e oxigênio (O_2^-). Os átomos de oxigênio imediatamente se combinam entre si para se transformarem em oxigênio molecular (O_2). A energia absorvida dos elétrons liberados, bem como os íons H^+ retirados da H_2O, é utilizada para produzir dois compostos de alto teor energético. O ADP (adenosina difosfato) e o P (fosfato) se combinam para formar o *ATP* (adenosina trifosfato), enquanto o $NADP^+$ (nicotinamida adenina dinucleotídio fosfato) e o H^+ se combinam para formar o *NADPH* (a forma reduzida do $NADP^+$).

Após a célula ter criado os compostos de alto teor energético ATP e NADPH, ela utiliza a energia desses compostos para converter o CO_2 em glicose, em um processo conhecido como ciclo de Calvin. Isso acontece no estroma do cloroplasto. Ao longo do tempo evolutivo houve o desenvolvimento de três vias bioquímicas distintas para o ciclo de Calvin: as *fotossínteses* C_3, C_4 e *CAM*. Conforme observaremos mais adiante, cada uma dessas vias é adequada para condições ecológicas específicas.

Fotossíntese C_3

Para a maioria das plantas, a fotossíntese tem início com uma reação entre o CO_2 e um açúcar com cinco carbonos conhecido como *RuBP* (ribulose bifosfato) para produzir um composto carbônico com seis carbonos. Essa reação é catalisada pela enzima **carboxilase-oxidase RuBP** (também conhecida como **RuBisCO**). Após a criação do composto com seis carbonos, ele é imediatamente dividido em duas moléculas de um açúcar com três carbonos denominados *G3P* (gliceraldeído 3-fosfato). Podemos representar esse processo como:

$$CO_2 + \text{RuBP} \rightarrow 2\ \text{G3P}$$

Esta via fotossintética, na qual o CO_2 é inicialmente assimilado dentro do composto com três carbonos (G3P), é conhecida como **fotossíntese C_3**. A grande maioria das plantas sobre a Terra utiliza a fotossíntese C_3. Na maioria das plantas, esse processo ocorre nas células mesófilas nas folhas.

Um dos desafios para as plantas que usam fotossíntese C_3 é que a RuBisCo, a enzima responsável pela união do CO_2 e da RuBP, tem uma baixa afinidade com CO_2 comparada com uma outra enzima que discutiremos brevemente. Por consequência, a assimilação do carbono usando a RuBisCo é consideravelmente ineficiente nas baixas concentrações de CO_2 encontradas nas células mesófilas das folhas das plantas. Para chegar a altas taxas de assimilação do carbono, as plantas devem envolver suas células mesófilas com grandes quantidades da enzima RuBisCO. Em algumas espécies de plantas, a RuBisCO pode compor até 30% do peso seco do tecido da folha.

Carboxilase-oxidase RuBP Uma enzima envolvida na fotossíntese que catalisa a reação de RuBP e CO_2 para formar duas moléculas de gliceraldeído 3-fosfato (G3P). *Também conhecida como* **RuBisCO**.

Fotossíntese C_3 A via fotossintética mais comum, na qual o CO_2 é inicialmente assimilado em um composto com três carbonos, o gliceraldeído 3-fosfato (G3P).

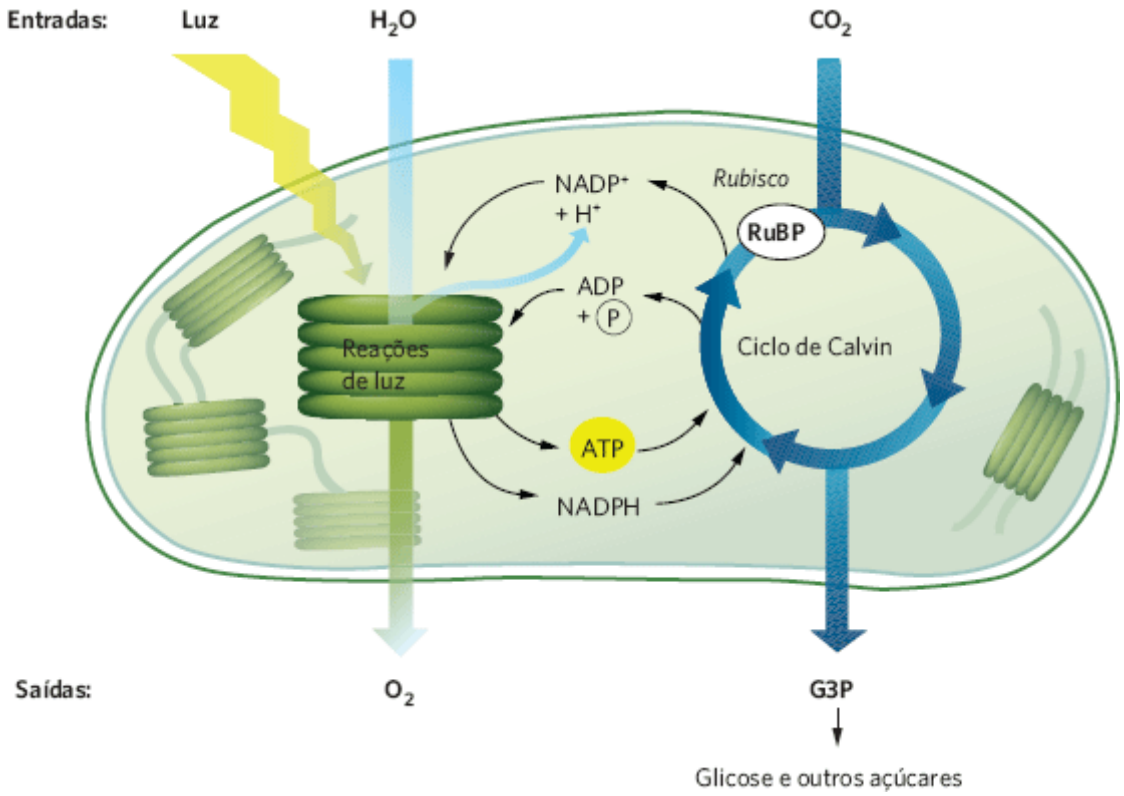


Figura 3.10 Fotossíntese. O processo de duas partes da fotossíntese tem início com as reações de luz que capturam a energia solar. Quando as moléculas de clorofila absorvem os fótons, elas liberam elétrons, que são transmitidos ao longo de uma cadeia de reações que produz as moléculas com alto teor energético ATP e NADPH. No processo, as moléculas de H_2O se dividem e produzem O_2 como subproduto. A segunda parte desse processo, conhecida como ciclo de Calvin, combina o CO_2 e a RuBP, com a utilização da enzima RuBisCo, para formar G3P, um açúcar com três carbonos que é posteriormente convertido em glicose e outros açúcares.

A baixa afinidade da RuBisCO com o CO_2 não é o único problema que as plantas enfrentam. Sob determinadas condições – como quando as temperaturas são altas, as concentrações de O_2 são altas, e as concentrações de CO_2 são baixas – a RuBisCO se liga preferencialmente ao O_2 em vez de ao CO_2. Isso ocorre quando condições quentes e secas causam o fechamento dos estômatos, impedindo a entrada de novo CO_2 para a reposição do CO_2 que foi consumido pelo ciclo de Calvin. Os estômatos fechados também evitam que o O_2 produzido pela reação da luz deixe a folha. Consequentemente, condições quentes e secas levam a alterações nas concentrações de CO_2 e O_2, que fazem com que a RuBisCO se ligue preferencialmente ao O_2, em vez de ao CO_2. Quando a enzima RuBisCO se liga ao O_2, ela inicia uma série de reações que revertem o resultado da fotossíntese, em um processo conhecido como **fotorrespiração**:

$$2\ G3P \rightarrow RuBP + CO_2$$

A reação reversa consome energia, O_2, e produz CO_2. Essa reação reversa nas plantas é denominada fotorrespiração porque se assemelha ao processo da respiração. Em resumo, o que é executado pela fotossíntese quando a RuBisCO se liga ao CO_2 é desfeito pela fotorrespiração quando a RuBisCO se liga ao O_2.

O problema da fotorrespiração é causado em parte pelos estômatos fechados. Isso leva a altas concentrações de O_2 e baixas de CO_2 nas folhas. Uma solução potencial é manter os estômatos das folhas abertos. Isso permitiria uma troca gasosa livre, possibilitando que o CO_2 entre nas folhas e o O_2 saia. Essa estratégia atua durante o tempo em que as plantas conseguem repor a água que também perdem por meio da transpiração, quando os estômatos estão abertos. Entretanto, essa solução pode ter um custo muito alto em ambientes quentes e secos, onde a água é escassa. Quando esses custos são muito altos, a seleção natural favorece os atributos que possam reduzir a demanda ou a perda de água.

Fotossíntese C_4

Observamos que condições quentes e secas causam o fechamento dos estômatos, que resulta em diminuição do CO_2, aumento do O_2 e aumento da fotorrespiração. Para resolver esse problema, muitas plantas herbáceas, em particular as gramíneas que crescem em climas quentes, desenvolveram uma modificação no processo da fotossíntese. Essa modificação evoluiu em no mínimo 45 ocasiões durante os últimos 30 milhões de anos em pelo menos 19 famílias diferentes de angiospermas.

A via C_4 é uma adaptação que adiciona uma etapa na assimilação inicial do CO_2 para torná-la mais eficiente quando o CO_2 está presente em baixas concentrações. Uma visão geral desse processo pode ser observada na Figura 3.11. Os biólogos denominam essa modificação **fotossíntese C_4**, porque o primeiro passo une o CO_2 com uma molécula com três carbonos denominada *PEP* (fosfoenol piruvato) para produzir uma molécula com quatro carbonos, denominada OAA (ácido oxaloacético):

Fotorrespiração A oxidação de carboidratos em CO_2 e H_2O pela RuBisCO, que reverte as reações de luz da fotossíntese.

Fotossíntese C_4 Uma via fotossintética na qual o CO_2 é assimilado inicialmente dentro de um composto de quatro carbonos, o ácido oxaloacético (OAA).

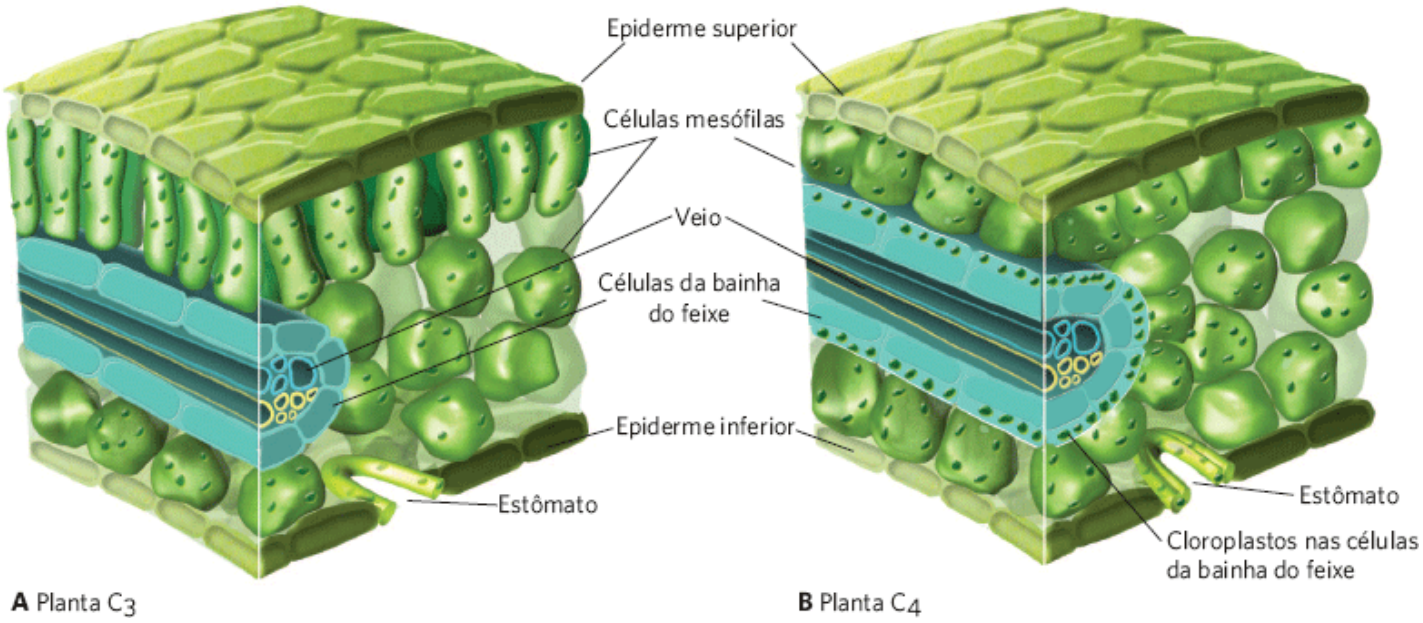


Figura 3.11 Arranjos das células da folha para plantas C_3 versus C_4. **A.** As plantas C_3 realizam todas as etapas da fotossíntese nos cloroplastos das células mesófilas. **B.** Nas plantas C_4, a etapa inicial da assimilação do carbono e das reações de luz ocorre nos cloroplastos das células mesófilas. Entretanto, o CO_2 que foi assimilado em seguida é transportado até as células da bainha do feixe, onde ocorre o ciclo de Calvin.

$$CO_2 + PEP \rightarrow OAA$$

Essa reação é a principal diferença entre a fotossíntese C_3 e C_4. Ela é catalisada pela enzima PEP carboxilase, que tem uma afinidade mais alta com o CO_2 do que com a RuBisCO. Essa etapa de assimilação adicional ocorre nas células mesófilas da folha, que também é o local da reação de luz. Entretanto, na maioria das plantas C_4, o ciclo de Calvin ocorre nas células da bainha do feixe que circundam os veios da folha. Isso significa que a planta deve transferir o CO_2 assimilado nas células mesófilas para as células da bainha do feixe. Para isso, a planta converte o OAA em ácido málico, que em seguida se difunde dentro das células da bainha do feixe, onde uma outra enzima o decompõe para produzir CO_2 e *piruvato*, um composto de três carbonos. Nas células da bainha do feixe, os cloroplastos utilizam o CO_2 que é trazido das células mesófilas para o ciclo de Calvin. Para completar o ciclo, o piruvato é transferido de volta para as células mesófilas, onde é convertido de volta em PEP para ser utilizado novamente.

Essa estratégia soluciona o problema da fotorrespiração ao criar concentrações de CO_2 nas células da bainha do feixe que são de três a oito vezes mais altas do que as que se encontram disponíveis para as plantas C_3. Como há múltiplas células mesófilas para cada célula da bainha do feixe, isso proporciona um número grande de locais para assimilação de CO_2, que pode fornecer CO_2 para cada célula da bainha do feixe. Nessa concentração alta de CO_2, o ciclo de Calvin opera de modo mais eficiente. Além disso, como a enzima PEP carboxilase tem uma alta afinidade pelo CO_2, ela consegue se ligar ao CO_2 a uma concentração mais baixa na célula. Essa via possibilita que os estômatos permaneçam parcial ou completamente fechados durante períodos de tempo mais longos, o que reduz a perda de água. Entretanto, a fotossíntese C_4 apresenta duas desvantagens que reduzem a sua eficiência: menos tecido das folhas é dedicado à fotossíntese, e uma parte da energia produzida pelas reações de luz é utilizada na etapa inicial de assimilação do carbono C_4.

Enquanto as plantas C_3 são favorecidas em climas frios e úmidos, as C_4 são favorecidas em climas que são quentes ou que têm menos água. Quando a água é abundante, a via C_4 não apresenta uma vantagem distinta porque o custo da via C_3 é relativamente baixo. Entretanto, quando a água é menos abundante, a via C_4 é vantajosa. Apenas cerca de 4% de todas as espécies de plantas sobre a Terra são plantas C_4, encontradas principalmente em dois tipos de plantas não lenhosas: as *gramíneas* e os *juncos*. As plantas C_4 dominam os campos tropicais e subtropicais e são componentes importantes das comunidades de plantas encontradas em regiões áridas do mundo, incluindo as Grandes Planícies da América do Norte. As plantas que usam a via C_4 também incluem muitas de nossas plantações mais importantes, tais como o milho, o sorgo e a cana-de-açúcar. Essas plantas são altamente produtivas durante as estações de crescimento quentes. De fato, enquanto apenas 4% de todas as espécies de plantas utilizam a via C_4, elas são responsáveis por 20 a 30% de toda fixação do CO_2 e por 30% de toda a produção de grãos. Como resultado, as plantas C_4 podem desempenhar papéis significativos nos ecossistemas em que vivem.

Fotossíntese CAM

Determinadas plantas suculentas que habitam ambientes com estresse hídrico, por exemplo cactos e abacaxizeiros, utilizam as mesmas vias bioquímicas que as plantas C_4. Entretanto, em vez de separar as etapas da assimilação do CO_2 e do ciclo de Calvin espacialmente nas células mesófilas e na bainha do feixe, essas plantas suculentas separam as etapas no tempo. As plantas que seguem essa via, conhecida como **metabolismo ácido das crassuláceas**, ou **CAM**, abrem seus estômatos para a troca gasosa durante a noite fria, quando a transpiração é mínima, e em seguida realizam a fotossíntese durante o dia quente. A descoberta desse arranjo ocorreu pela primeira vez em plantas da família Crassulaceae (a família dos *Sedum*) – que inclui a planta-jade (*Crassulata ovata*).

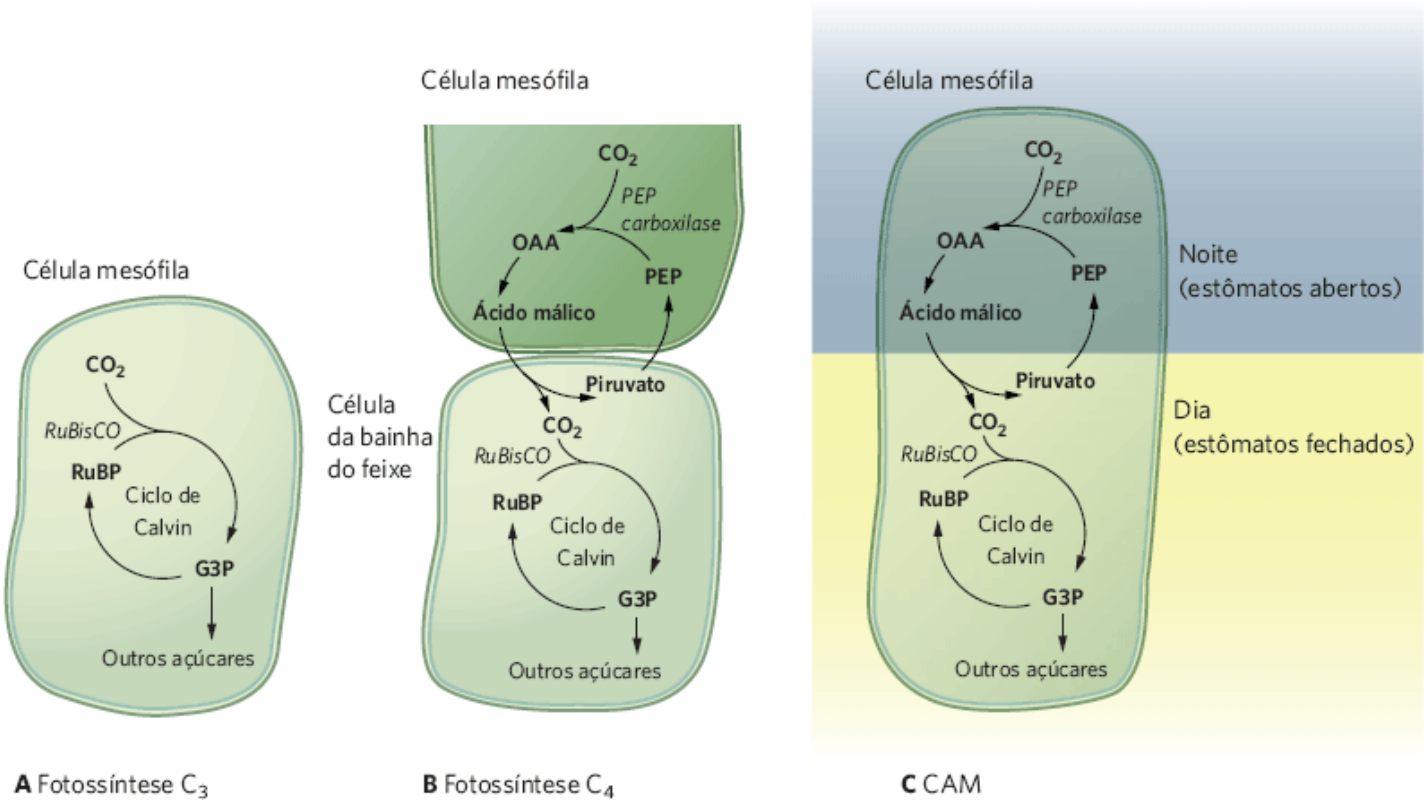


Figura 3.12 Vias fotossintéticas alternativas. **A.** As plantas C_3 conduzem a fotossíntese nas células mesófilas durante o dia. **B.** As plantas C_4 separam as etapas da fotossíntese no espaço. A etapa de assimilação inicial do CO_2 ocorre nas células mesófilas e as etapas remanescentes ocorrem nas células da bainha do feixe. **C.** As plantas CAM separam as etapas da fotossíntese no tempo. A assimilação do CO_2 ocorre à noite e as etapas remanescentes ocorrem durante o dia.

Assim como as plantas C_4, as plantas CAM utilizam uma etapa inicial de assimilação do CO_2 no OAA, que em seguida é convertido em ácido málico e armazenado em altas concentrações nos vacúolos dentro das células mesófilas da folha. A enzima responsável pela assimilação do CO_2 atua melhor nas temperaturas frias que ocorrem à noite, quando os estômatos se encontram abertos. Durante o dia, os estômatos fecham, e os ácidos orgânicos armazenados são gradualmente decompostos para liberar o CO_2 para o ciclo de Calvin. Uma enzima diferente, com uma temperatura ótima mais alta, ajustada para promover a fotossíntese diurna, regula a regeneração do PEP do piruvato após a liberação do CO_2. Como as plantas CAM conseguem realizar a troca gasosa durante a noite, quando o ar está mais frio e úmido, uma planta que utiliza

a fotossíntese CAM reduz a sua perda de água. Portanto, a fotossíntese CAM é uma adaptação que resulta em eficiências extremamente altas na utilização da água, e que capacita as plantas que utilizam essa via a viverem regiões muito quentes e secas do planeta. Ao mesmo tempo que a CAM possibilita que a fotossíntese ocorra em condições com limitação de água, ela ocorre a uma velocidade relativamente lenta. Em consequência, as plantas CAM normalmente crescem muito mais lentamente do que as plantas C_3 ou C_4. A Figura 3.12 compara as três vias fotossintéticas alternativas.

As plantas que têm a via C_3 são mais bem adaptadas às condições frias e úmidas, enquanto as que apresentam as vias C_4 e CAM são mais bem adaptadas às condições quentes e áridas. Entretanto, não existe uma clara distinção onde esses diferentes tipos de plantas crescem. Por exemplo, regiões que são quentes e secas durante o verão podem ser frias e úmidas durante o inverno e a primavera. Como resultado, uma área assim pode ser dominada por plantas C_4 de vida curta no verão e plantas C_3 de vida curta no inverno e na primavera. Além disso, as diferentes vias fotossintéticas representam apenas uma das várias adaptações que as plantas desenvolveram para lidar com as temperaturas quentes e escassez de água. Conforme discutiremos na próxima seção, muitas plantas também desenvolveram adaptações estruturais.

ADAPTAÇÕES ESTRUTURAIS AO ESTRESSE HÍDRICO

As plantas adaptadas ao calor e à seca apresentam modificações anatômicas e fisiológicas que melhoram a captação e a retenção de água, reduzem a transpiração e o acúmulo de calor em seus tecidos. Essas adaptações incluem raízes que conseguem tirar vantagem das diferentes fontes de água, resistência ao acúmulo de calor, configuração dos veios que protege contra os bloqueios de ar e adaptações morfológicas nas folhas.

Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) Uma via fotossintética na qual a assimilação do carbono em um composto com quatro carbonos ocorre à noite.

As plantas que vivem em regiões áridas frequentemente têm raízes muito superficiais ou muito profundas, que representam duas estratégias adaptativas diferentes. As plantas com raízes superficiais, como muitas espécies de cactos, são capazes de assimilar rapidamente a água de eventos de chuvas breves, nos quais a chuva não penetra muito profundamente no solo. Os cactos geralmente fazem um paralelo dessa adaptação com tecidos espessos e suculentos, que conseguem reter uma grande quantidade de água sempre que ela está disponível. Diferente dos cactos, alguns arbustos perenes, como a mesquita, têm raízes que conseguem se estender por diversos metros solo adentro, possibilitando que os arbustos acessem a água que se encontra muito fundo, abaixo da superfície.

Outra estratégia para combater os efeitos do calor e da seca é proteger as superfícies das plantas contra a luz solar direta com resinas nas folhas, cutículas cerosas, espinhos e pelos. Podemos observar muitas destas adaptações ilustradas na Figura 3.13. As resinas ajudam a selar as folhas contra a perda de água, enquanto as cutículas cerosas ajudam a tornar as superfícies da planta mais resistentes à perda de água. Os espinhos e os pelos produzem uma camada limite de ar parado, que aprisiona a umidade e reduz a evaporação. Em alguns casos, para reduzir a perda de água, os estômatos encontram-se encaixados dentro de orifícios fundos que contêm pelos. Como camadas limite espessas podem também retardar a perda de calor, as superfícies recobertas por pelos também são prevalentes em ambientes áridos frios. Espinhos longos também podem atuar como estruturas que dissipam o excesso de calor para longe da planta.

Algumas adaptações reduzem o acúmulo de calor. As plantas conseguem reduzir o calor ao produzir folhas finamente subdivididas, com uma grande razão entre bordas e área superficial. Essa grande quantidade de bordas da folha quebra a camada limite que circunda a folha, auxiliando na dissipação do calor. Algumas plantas desérticas não têm folha alguma. Muitos cactos dependem totalmente de seus caules para a fotossíntese; suas folhas sofrem modificações em espinhos para a proteção.

Durante um longo período, os cientistas observaram que as plantas nos *habitats* com altas temperaturas em geral apresentavam folhas menores do que as plantas nos *habitat*s com água abundante. Os cientistas formularam a hipótese de que as folhas menores representavam uma adaptação que possibilitava a dissipação de calor. Entretanto, folhas pequenas não são observadas apenas em plantas de locais quentes e secos, mas também em plantas de locais frios e secos. Folhas menores também contêm uma densidade mais alta de veios grandes, que transportam e distribuem a água para os muitos veios pequenos. Em 2011, uma equipe internacional de cientistas descobriu que possuir folhas pequenas com uma alta densidade de grandes veios é de fato uma adaptação para superar o problema de bolhas de ar, conhecido como *embolismos*, que podem se formar nos veios grandes. Sob estresse de secas severas, o ar consegue se deslocar para dentro dos estômatos e para cima e para dentro dos veios grandes, criando uma bolha no veio e bloqueando o fluxo de água. Uma grande densidade de veios possibilita que a planta supere esse problema ao enviar a água por veios adjacentes. Isso sugere que um tamanho pequeno de folhas é de fato uma adaptação para a escassez de água em ambientes quentes e frios, e o fato

de que as folhas pequenas conseguem dissipar melhor o calor nos ambientes quentes pode ser um benefício secundário valioso. No todo, essas adaptações estruturais auxiliam ao tornar possível que as plantas vivam em regiões do mundo com temperaturas altas ou escassez de água.

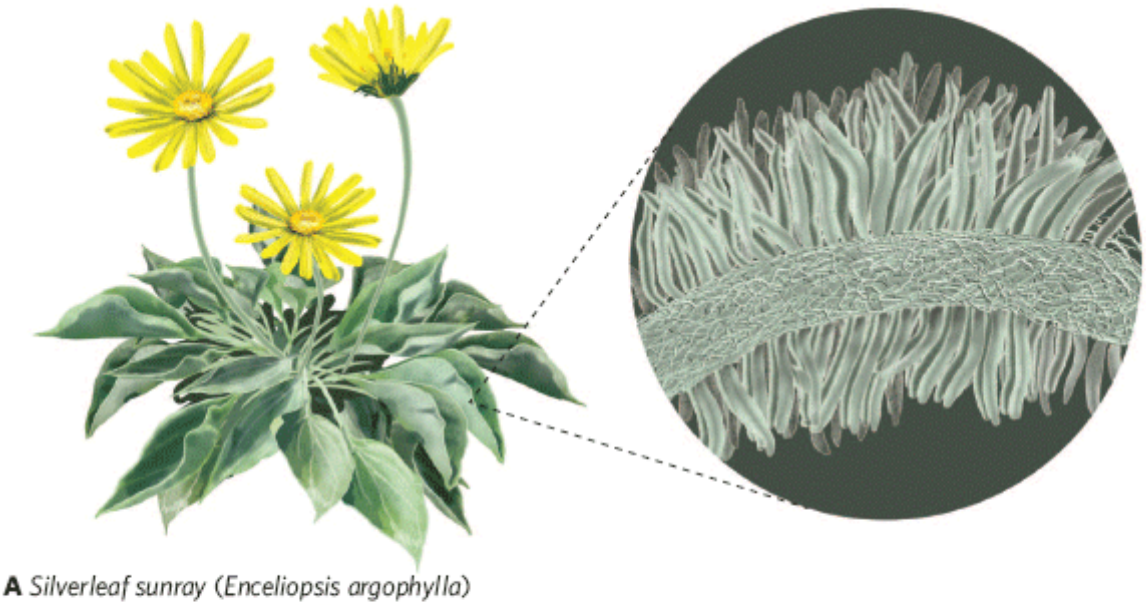
Os ambientes terrestres impõem um desafio para que os animais equilibrem a água, o sal e o nitrogênio

Embora as plantas tenham diversas adaptações para realizar a fotossíntese em terra, a vida terrestre apresenta muitos desafios adicionais, incluindo a necessidade de se manter um equilíbrio de água, sal e nitrogênio conhecido como *homeostase*. A **homeostase** é a capacidade de um organismo de manter condições internas constantes em face de um ambiente externo variante. Todos os organismos apresentam algum grau de homeostase – por exemplo, equilíbrio entre água e sal, ou a regulação da temperatura corporal.

Embora a ocorrência e a efetividade dos mecanismos homeostáticos sejam variáveis, todos os sistemas homeostáticos apresentam **retroalimentação negativa**, o que significa que quando o sistema se desvia do seu estado desejado, ou ponto de ajuste, mecanismos de resposta internos atuam para restaurar aquele estado desejado. Um exemplo que pode lhe ser familiar é a presença de retroalimentações negativas na regulação da temperatura corporal. A Figura 3.14 mostra como isso funciona nos mamíferos. O hipotálamo – uma glândula no cérebro – determina se a temperatura corporal encontra-se acima ou abaixo do ponto de ajuste desejado, que difere entre as espécies de mamíferos. Se a temperatura corporal cair abaixo desse ponto ideal, o hipotálamo utiliza sinais neurais e hormonais para fazer o corpo produzir mais calor. Quando a temperatura corporal alcança o ponto de ajuste, o hipotálamo aciona o corpo para parar de produzir calor. Se a temperatura corporal exceder excessivamente o ponto de ajuste, o hipotálamo envia sinais para iniciar a utilização de mecanismos de resfriamento, incluindo a sudorese e ofegação. Isto se assemelha à maneira como um termostato regula a temperatura de um ambiente; quando a casa está fria, um interruptor sensível à temperatura liga um aquecedor. Após a casa ser aquecida até o ponto adequado, o termostato desliga o aquecedor.

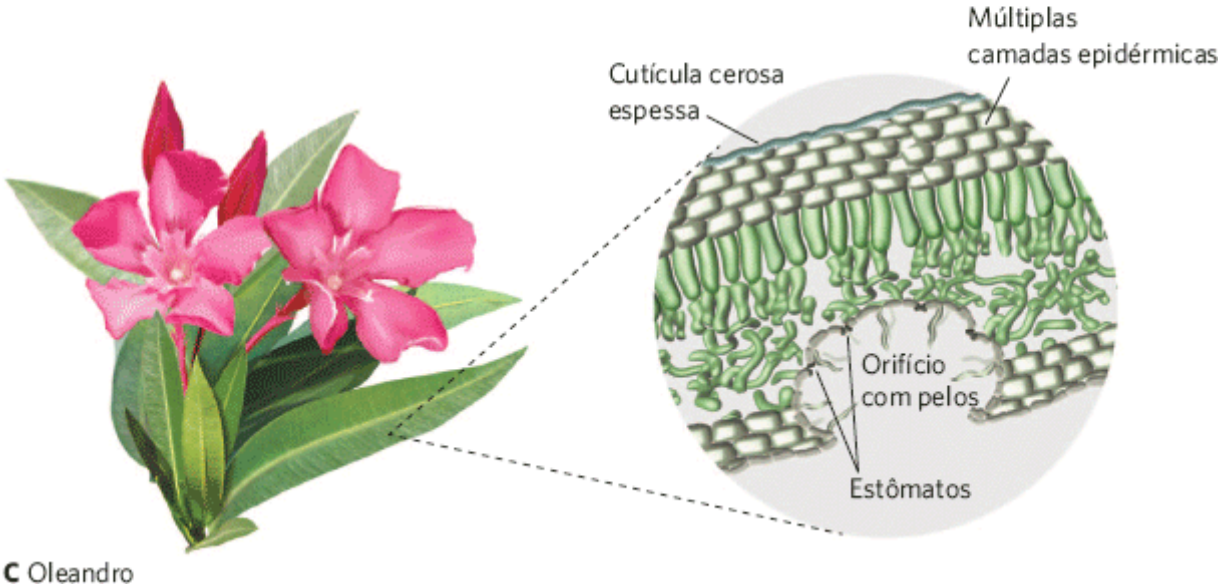
Homeostase A capacidade de um organismo de manter condições internas constantes em face de um ambiente externo variante.

Retroalimentação negativa A ação de mecanismos de resposta internos que restaura um sistema até um estado desejado, ou ponto de ajuste, quando o sistema se desvia daquele estado.



A *Silverleaf sunray* (*Enceliopsis argophylla*)

B Mesquita



C Oleandro

Figura 3.13 Adaptações estruturais das plantas contra o calor e a seca. **A.** Espinhos e pelos sobre as superfícies das folhas, como na planta *silverleaf sunray* (*Enceliopsis argophylla*), proporcionam sombra para a planta contra a luz solar direta e reduzem a evaporação. **B.** As folhas finamente divididas, conforme encontrado na mesquita, auxiliam na dissipação de qualquer calor acumulado. **C.** Os estômatos que se encontram encaixados em orifícios profundos que contêm pelos, como no oleandro, reduzem a taxa de evaporação da água para fora da folha.

No Capítulo 2 verificamos que para manter as quantidades apropriadas de água e substâncias dissolvidas em seus corpos, os organismos aquáticos devem equilibrar ganhos e perdas. Isto é igualmente verdadeiro para os organismos sobre a terra. Os organismos com frequência absorvem a água com uma concentração de solutos que difere daquela de seus corpos, de modo que devem adquirir solutos adicionais para eliminar o déficit ou se livrar do excesso de solutos por conta

própria. Se eles não equilibrarem a concentração de solutos, muitas de suas funções fisiológicas não funcionarão corretamente. Quando a água evapora das superfícies dos organismos terrestres para a atmosfera, os solutos são deixados para trás e a sua concentração no corpo tende a aumentar. Sob tais circunstâncias, os organismos devem excretar o excesso de sais para manter as concentrações adequadas em seus corpos.

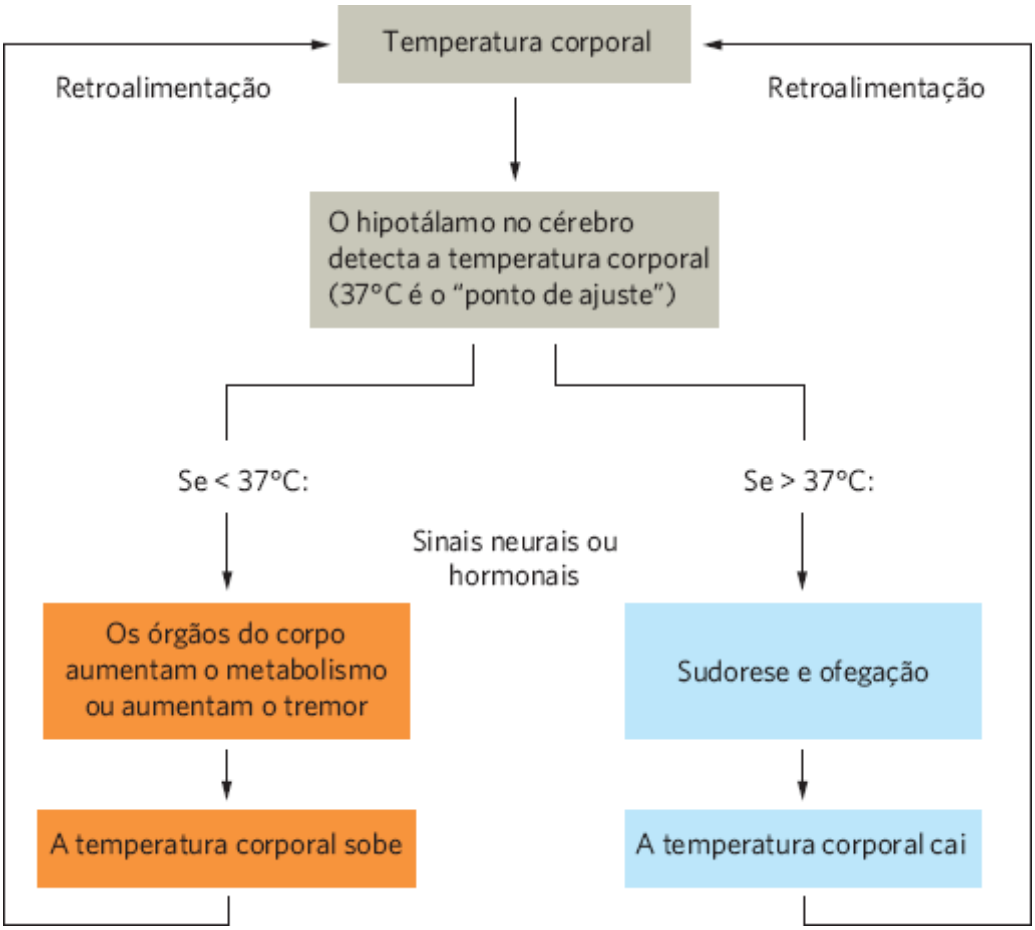


Figura 3.14 Retroalimentação negativa para a regulação da temperatura corporal. Nos mamíferos, o hipotálamo atua como um termostato. Quando o ponto de ajuste desejado difere da temperatura corporal atual, o hipotálamo sinaliza o corpo para retornar a sua temperatura para o ponto de ajuste.

EQUILÍBRIO HÍDRICO E DE SAIS NOS ANIMAIS

A água é tão importante para os animais terrestres quanto para as plantas terrestres. Os animais terrestres, com suas superfícies de troca gasosa internalizadas, são menos vulneráveis à perda de água respiratória do que as plantas. Além disso, como os animais terrestres não se encontram continuamente imersos em água, têm poucos problemas para reter íons. Eles adquirem os íons de minerais de que necessitam na água que bebem e no alimento que ingerem, e utilizam a urina para eliminar o excesso de sais em seus corpos. Onde há abundância de água fresca, os animais conseguem beber grandes quantidades de água para eliminar os sais, que de outro modo se acumulariam no corpo. Entretanto, onde a água é escassa, os animais fazem uso de adaptações para conservá-la.

Conforme podemos esperar, os animais do deserto desenvolveram diversas adaptações em resposta à escassez de água. Os ratos-canguru, por exemplo, são um grupo de pequenos roedores que vivem nas regiões secas da América do Norte (Figura 3.15). As adaptações comportamentais e fisiológicas possibilitam que eles vivam nesses locais. O rato-canguru conserva a água ao buscar alimentos durante as noites e ao permanecer em uma toca no subsolo fresco e úmido durante os dias quentes – uma adaptação comportamental valiosa. Para ambos, o rato-canguru e o camelo, os rins proporcionam uma adaptação fisiológica adicional para o calor extremo e a escassez de água. Em todos os mamíferos, os rins são responsáveis pela remoção de sais e resíduos nitrogenados do sangue. Esses solutos são dissolvidos em água, mas como a água é valiosa, uma estrutura conhecida como alça de Henle auxilia na recuperação de uma parte dela antes que a mistura seja excretada. Os ratos-canguru e os camelos têm uma alça de Henle incomumente longa, que proporciona maior comprimento ao longo do qual um rim consegue recuperar a água da urina antes da excreção. Enquanto os rins humanos concentram a maioria dos solutos na urina até aproximadamente quatro vezes o nível da concentração sanguínea, os rins dos ratos-canguru produzem urina com concentrações de solutos até 14 vezes superiores.

Figura 3.15 Adaptações dos animais para conservar a água. O rato-canguru-de-ord (*Dipodomus ordii*) vive em ambientes quentes e desérticos na América do Norte que favorecem adaptações possibilitando que o rato-canguru conserve a água, incluindo a alimentação à noite e a existência de rins grandes e eficientes. (Fotografia de Jim Zipp/Science Source.)

Embora a alça de Henle desempenhe um grande papel na concentração da urina dos mamíferos, adaptações adicionais auxiliam na conservação da água. A eficiência da utilização da água é mais bem determinada pelo tamanho geral do rim em relação ao tamanho do corpo de um mamífero. Um modo de avaliar a importância potencial do tamanho relativo do rim como uma adaptação para a conservação da água é examinar como o tamanho relativo do rim difere entre espécies proximamente aparentadas de roedores que vivem em *habitats* com quantidades diferentes de precipitação. A Figura 3.16 mostra essa relação em um grupo de roedores sul-americanos. Os roedores que vivem em *habitats* com baixa quantidade de precipitação têm rins relativamente grandes, enquanto os que vivem em *habitats* com quantidade maior de precipitação apresentam rins relativamente pequenos.

Como os íons sódio e cloreto participam nos mecanismos de conservação da água nos rins, os rins não excretam esses íons de modo eficiente. Muitos animais que não têm acesso direto à água fresca têm órgãos secretores de sais especializados, que funcionam com um princípio diferente dos rins. De fato, esses órgãos secretores se assemelham mais às glândulas de sal das plantas de mangues. Por exemplo, as glândulas de sal das aves e dos répteis, que são particularmente bem desenvolvidas nas espécies marinhas, de fato são glândulas lacrimais modificadas localizadas na órbita dos olhos, que são capazes de secretar uma solução de sal concentrada. Essas adaptações ajudam os animais a equilibrarem a sua reserva de sal e água em terra (Figura 3.17).

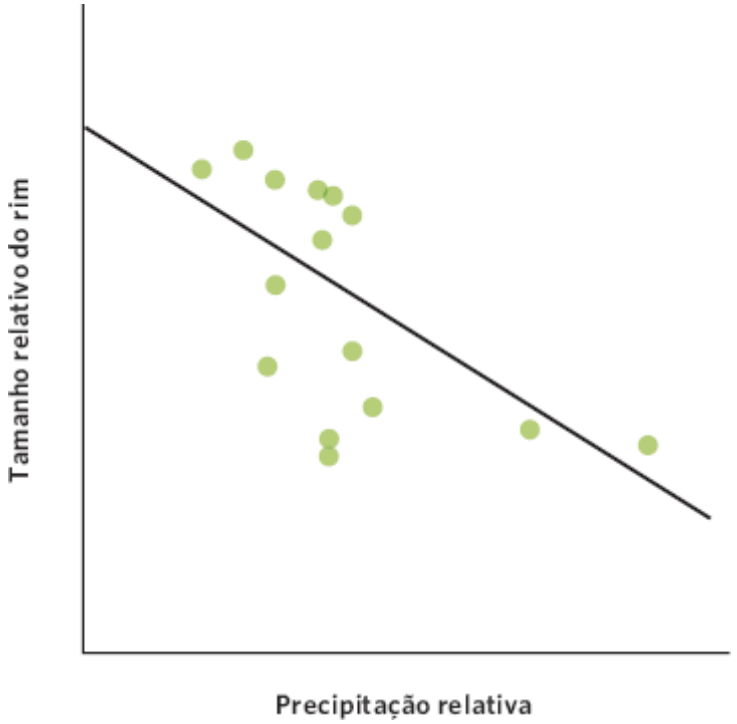


Figura 3.16 Tamanho do rim em roedores sul-americanos. Espécies de roedores sul-americanos que vivem em *habitats* relativamente mais secos apresentam rins relativamente maiores e mais eficientes. (De acordo com Diaz GB *et al.* Renal morphology, phylogenetic history and desert adaptation of South American hystricognath rodents. *Functional Ecology* 2006; 20: 609-620.)

Figura 3.17 Adaptações dos animais para expelir o sal. Muitos animais que vivem em terra e forrageiam na água salgada desenvolveram glândulas especializadas nos olhos para expelir o excesso de sal. A área branca entre os olhos desta iguana marinha (*Amblyrhynchus cristatus*) das Ilhas Galápagos indica a localização das suas glândulas de sal. (Fotografia de Frans Lanting/National Geographic Stock.)

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Diferentes tipos de variáveis

Quando pensamos a respeito do teste de hipóteses em ecologia, em geral coletamos e analisamos dados para determinar se a hipótese é amparada ou refutada. Entretanto, antes de coletarmos e analisarmos os dados, precisamos considerar quais tipos de informações estamos coletando.

A primeira distinção é entre as *variáveis independentes* e as *variáveis dependentes*. **Variáveis independentes** são fatores que presumidamente fazem as outras variáveis mudar. **Variáveis dependentes** são os fatores que estão sendo alterados. Por exemplo, no exame do tamanho relativo do rim de roedores sul-americanos (Figura 3.16), a hipótese era que as diferenças na precipitação levaram ao desenvolvimento de diferentes tamanhos de rins. Nesse caso, a precipitação é a variável independente e o tamanho do rim é a variável dependente.

Uma segunda distinção é se a variável é contínua ou discreta. As **variáveis contínuas** podem assumir qualquer valor numérico, incluindo aqueles que não são números inteiros. No caso dos roedores, por exemplo, a precipitação representa uma variável contínua, porque ela pode assumir qualquer valor (Figura 3.16). As variáveis contínuas adicionais incluem a temperatura, a salinidade e a luz. Por outro lado, as **variáveis discretas**, também conhecidas como **variáveis nominais**, estão situadas em agrupamentos ou classes distintas. Por exemplo, se quisermos saber como a concentração de soluto da urina de um rato-canguru foi afetada pela sua dieta, podemos fornecer aos ratos-canguru uma de três espécies de sementes diferentes, e em seguida medir a concentração das suas urinas. Nesse caso, a dieta é uma variável discreta, porque as diferentes dietas estão situadas em três classes distintas. As variáveis discretas adicionais incluem o sexo (p. ex., machos e fêmeas) e a espécie (p. ex., camelos dromedários, camelos bactrianos e guanacos).

Conforme observaremos nos capítulos posteriores, essas distinções entre as variáveis dependentes *versus* independentes e as contínuas *versus* discretas são importantes na análise estatística dos dados ecológicos.

EXERCÍCIO Se você fosse conduzir um experimento que examinasse como a capacidade de retenção da água diferiu entre os tipos de solo, como na Figura 3.4, qual seria a variável independente e qual seria a dependente?

Se você fosse apenas comparar a capacidade de retenção da água dos solos que continham 100% de areia, 100% de silte ou 100% de argila, essa variável seria considerada contínua ou discreta?

Variável independente Um fator que faz as outras variáveis mudarem.

Variável dependente Um fator que está sendo alterado.

Variável contínua Uma variável que pode assumir qualquer valor numérico, incluindo valores que não são números inteiros.

Variável discreta Uma variável que está situada dentro de uma classe ou um agrupamento distinto. *Também denominada* **Variável nominal**.

EQUILÍBRIO DE ÁGUA E NITROGÊNIO NOS ANIMAIS

A maioria dos carnívoros se alimenta de crustáceos, peixes, insetos, ou mamíferos, e consome excesso de nitrogênio das proteínas e dos ácidos nucleicos em sua dieta. Quando esses compostos são metabolizados, o excesso de nitrogênio deve ser eliminado do corpo. A maioria dos animais aquáticos produz amônia (NH_3) porque esse é um subproduto metabólico simples do metabolismo do nitrogênio. Embora a amônia seja levemente venenosa para os tecidos, os animais aquáticos a eliminam rapidamente, seja na urina diluída abundante, ou diretamente por toda a superfície corporal, antes que ela atinja uma concentração perigosa dentro do corpo.

Os animais terrestres, entretanto, raramente têm acesso a grandes quantidades de água para excretar o excesso de nitrogênio. Em vez disso, produzem subprodutos metabólicos que são menos tóxicos do que a amônia. Isto possibilita que acumulem concentrações mais altas de subprodutos metabólicos em seu sangue e em sua urina, sem quaisquer efeitos colaterais prejudiciais. Nos mamíferos, esse subproduto metabólico é a ureia ($CO(NH_2)_2$), a mesma substância que os tubarões produzem e retêm para alcançar um equilíbrio osmótico nos ambientes marinhos. Como a ureia se dissolve em água, excretar ureia ainda causa perda de um pouco de água, embora a quantidade dependa da capacidade de concentração dos rins. As aves e os répteis necessitam de menos água ainda; eles excretam o nitrogênio na forma de ácido úrico ($C_5H_4N_4O_3$), que sofre cristalização a partir da solução e em seguida pode ser excretado como uma pasta altamente concentrada na urina.

Embora a excreção de ureia e do ácido úrico conserve a água, ela é de alto custo em termos da energia necessária para a formação desses compostos. Um modo que os cientistas utilizam para quantificar os custos energéticos é determinar a quantidade de carbono orgânico consumida para produzir a energia necessária para a excreção. Por exemplo, para cada átomo de nitrogênio excretado na forma de amônia, nenhum átomo de carbono orgânico é utilizado. Contrariamente, para excretar nitrogênio na forma de ureia, há necessidade de 0,5 átomo de carbono orgânico, e o ácido úrico utiliza 1,25 átomo de carbono orgânico.

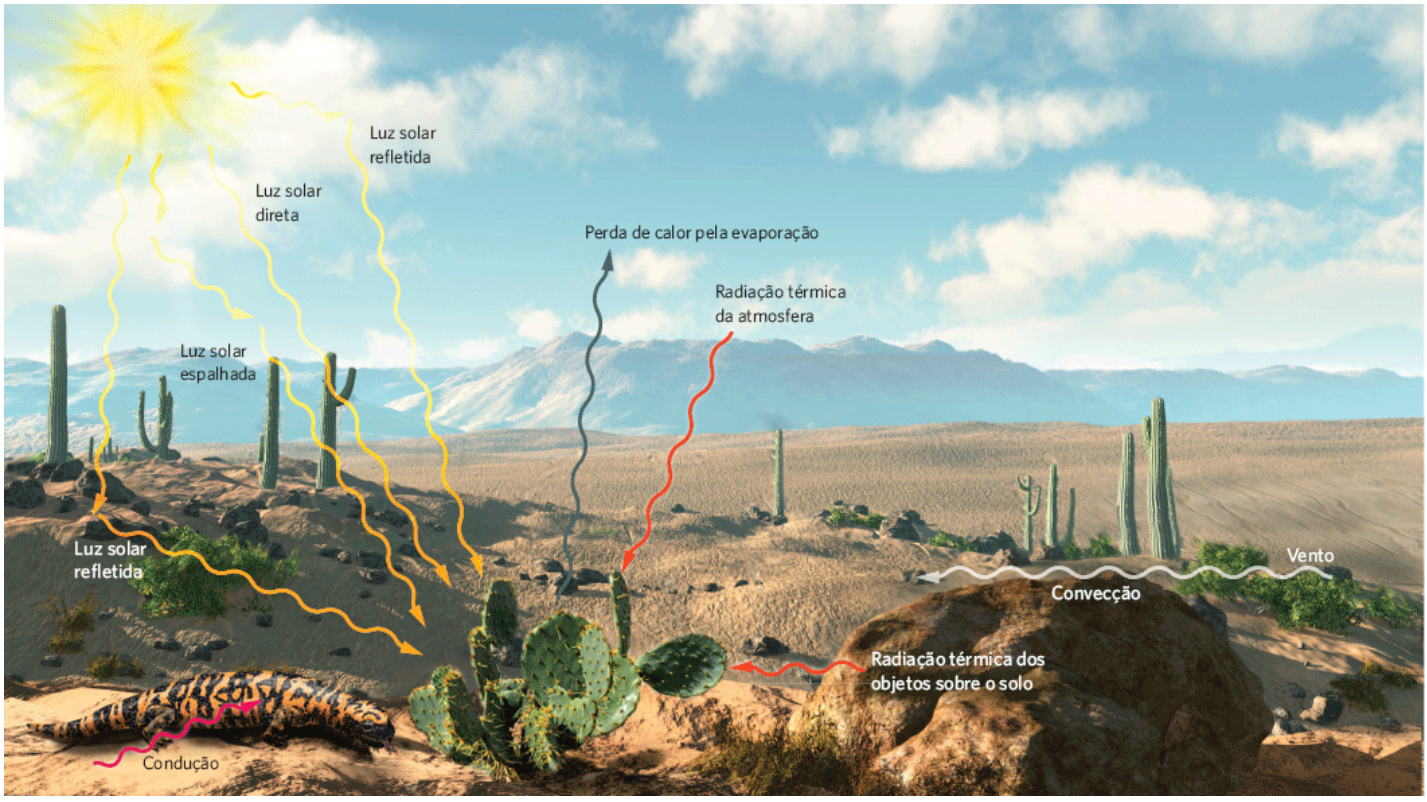


Figura 3.18 Fontes de ganho e perda de calor. O Sol é a fonte primária de quase todo o calor. O calor do Sol é trocado entre os objetos ao longo de toda a paisagem. No caso do cacto, o calor é obtido por meio da luz solar direta, espalhada e refletida. O calor pode ser perdido por meio da evaporação do vapor de água para a atmosfera. O calor também pode ser obtido ou perdido

por radiação dos objetos adjacentes, como rochas, por condução, onde o cacto entra em contato com o solo, e por convecção, à medida que os ventos movimentam o ar quente ou frio sobre a sua superfície e rompem a camada limite.

As adaptações a diferentes temperaturas possibilitam a existência de vida terrestre em todo o planeta

Na Terra, as temperaturas terrestres podem atingir até 58 ºC no norte da África e temperaturas tão baixas quanto 289 ºC na Antártida. Esses extremos podem limitar a ocorrência de vida. Para compreender como os organismos são afetados pela temperatura e as adaptações que desenvolveram para lidar com as diferentes temperaturas, primeiramente precisamos examinar como eles ganham e perdem calor.

FONTES DE GANHO E PERDA DE CALOR

Como a temperatura corporal impacta as funções fisiológicas, os organismos precisam administrar cuidadosamente o ganho e a perda de calor. A principal fonte de calor sobre a superfície da Terra é a luz solar, a maior parte da qual é absorvida pela água, pelo solo, pelas plantas e pelos animais, e convertida em calor. Os objetos e os organismos trocam calor continuamente com seu ambiente. Quando a temperatura do ambiente excede a temperatura de um organismo, este ganha calor e se torna mais quente. Quando o ambiente é mais frio do que o organismo, ele perde calor para o ambiente e resfria. Conforme mostrado na Figura 3.18, essa troca de calor pode ocorrer por meio de quatro processos: *radiação, condução, convecção* e *evaporação*.

Radiação

A **radiação** é a emissão de energia eletromagnética por uma superfície. A fonte de radiação primária no ambiente é o Sol. À medida que os objetos na paisagem são aquecidos pela radiação solar, eles emitem mais radiação de mais baixa energia na forma de luz infravermelha. A temperatura da superfície que irradia determina quão rapidamente um objeto perde energia por radiação para as partes mais frias do ambiente. É medida em unidades de temperatura Kelvin (K), e também é conhecida como temperatura absoluta, em que 0 ºC = 273 ºK. A quantidade de radiação de calor aumenta com a *quarta* potência da temperatura absoluta. Assim, por exemplo, podemos considerar a radiação de calor de dois pequenos animais, como um camundongo e um lagarto. Se o mamífero apresenta uma temperatura cutânea de 37 ºC (310 ºK) e o lagarto de 17 ºC (290 ºK), a diferença na radiação de calor entre o mamífero e o lagarto é:

Radiação A emissão de energia eletromagnética por uma superfície.

$$310^4 \div 290^4 = 130\%$$

Isso significa que ao apresentar uma temperatura corporal 20 ºC mais alta, o mamífero irradia 30% mais calor do que o lagarto.

A quantidade relativamente alta de radiação de calor produzida pelos animais com uma temperatura corporal mais alta do que o seu ambiente externo tem sido utilizada pelos ecólogos em diversos esforços de pesquisa, incluindo estimativas dos tamanhos populacionais. Quando os biólogos precisam contar o número de alces americanos que vivem em regiões remotas do Alasca, por exemplo, aviões equipados com câmeras infravermelhas sobrevoam essas regiões no inverno e os corpos quentes dos alces americanos se destacam como sinais brilhantes de radiação infravermelha contra o seu pano de fundo frio e com neve.

Condução

A **condução** é a transferência da energia cinética do calor* entre substâncias que estão em contato entre si. Por exemplo, os lagartos frequentemente deitam-se sobre rochas quentes para aquecer seus corpos por meio da condução. A água, em virtude de ser tão mais densa do que o ar, conduz o calor mais de 20 vezes mais rapidamente. Em consequência, você perderia calor corporal muito mais rapidamente se permanecesse na água a 10 ºC do que se permanecesse no ar a 10 ºC.

A taxa na qual o calor se transfere por meio da condução entre um organismo e suas adjacências depende de três fatores: a sua área de superfície, a sua resistência à transferência de calor e a diferença de temperatura entre o organismo e seus arredores. A área de superfície de um organismo auxilia na determinação da sua velocidade de condução do calor, porque maior quantidade de superfície exposta possibilita maior superfície para que ocorra a transferência de energia. Esse é o motivo pelo qual muitos animais se enrolam em uma bola para diminuir a superfície exposta quando estão tentando permanecer aquecidos em uma noite fria. A resistência de um organismo à transferência de calor é apenas outro modo de dizer quanto isolamento o organismo apresenta. Camadas espessas de gordura, pelo ou penas têm uma alta resistência à transferência de calor e, portanto, reduzem a taxa de perda de calor devido à condutância. De fato, esse é o motivo pelo qual

você opta por calçar botas com isolamento em vez de andar descalço na neve. Finalmente, a taxa de perda de calor é mais alta quando existem grandes diferenças entre a temperatura dos organismos e a do ambiente. Conforme veremos no Capítulo 4, essa característica da condutância é o motivo pelo qual alguns animais que hibernam reduzem as suas temperaturas corporais durante o inverno. Uma temperatura corporal mais baixa resulta em menos perda de calor para o ambiente externo frio.

Convecção

A **convecção** é a transferência de calor pelo movimento de líquidos e gases: as moléculas de ar ou água próximas a uma superfície quente ganham energia e se movimentam para longe da superfície. No ar parado, uma camada limite de ar se forma sobre a superfície dos organismos. Ter uma camada limite mais espessa tenderá a reduzir a transferência de calor entre o organismo e seu ambiente. Quando o ambiente é mais frio do que o organismo, este tende a aquecer sua camada limite, isolando-se de modo eficaz contra a perda de calor. Se houver uma corrente de ar, ela tende a romper a camada limite, de modo que o calor pode ser transportado para longe do corpo por convecção. Essa convecção de calor para longe do corpo é a base do "fator vento" (*chill factor*) que ouvimos falar durante o inverno no relatório da previsão do tempo. O vento em um dia frio faz com que você sinta tanto frio quanto sentiria em um dia ainda mais frio sem vento. Por exemplo, o vento que sopra a 32 km por hora em uma temperatura do ar de –7 ºC tem uma capacidade de resfriamento igual à do ar parado a –23ºC.

Do mesmo modo, o movimento do ar pode adicionar calor a um organismo se a camada limite estiver mais fria do que o ar circundante. Se você permanecesse em pé em um deserto quente, e a sua camada limite estivesse mais fria do que o ar em volta, por exemplo, um vento quente romperia a camada limite entre a sua pele e o ar e tornaria o seu corpo ainda mais quente.

Evaporação

A **evaporação** é a transformação da água de seu estado líquido para o gasoso por meio do acréscimo de energia térmica. A evaporação remove o calor de uma superfície. A evaporação de 1 g de água da superfície de um corpo remove 2,43 quilojoules (kJ) de calor quando a temperatura da superfície é de 30 ºC. À medida que as plantas transpiram e os animais respiram, a água evapora de suas superfícies expostas de troca gasosa, especialmente em temperaturas mais elevadas. No ar seco, a taxa de evaporação aproximadamente dobra para cada 10°C de aumento na temperatura.

Condução A transferência da energia cinética do calor entre substâncias que estão em contato entre si.

Convecção A transferência de calor devido ao movimento dos líquidos e dos gases.

Evaporação A transformação da água do estado líquido para o gasoso por meio do acréscimo de energia térmica.

Conforme resumido na Figura 3.18, todas essas fontes de ganho e perda de calor podem ocorrer simultaneamente. A radiação do Sol pode ocorrer na forma de luz solar direta, bem como de luz solar que é dispersa à medida que interage com as moléculas de gás na atmosfera ou que é refletida das nuvens e do solo. As plantas e os animais em contato com as rochas, com o solo e uns com os outros podem conduzir ou retirar calor desses objetos, dependendo das suas temperaturas corporais serem mais quentes ou mais frias do que os objetos em volta. À medida que os ventos movimentam o ar que passa pelos organismos, pode haver uma troca adicional de calor, dependendo, novamente, da temperatura do ar comparado à temperatura do organismo. Finalmente, os organismos que sofrem evaporação podem perder calor, porque a evaporação consome a energia térmica.

TAMANHO CORPORAL E INÉRCIA TÉRMICA

A maioria das trocas de energia e de materiais entre um organismo e o seu ambiente ocorre através da superfície do corpo. Portanto, o volume e a superfície de um organismo afetam a taxa dessas trocas. Como exemplo, vamos considerar as diferenças entre os tamanhos corporais de um camundongo e de um elefante. O elefante obviamente apresenta um volume muito maior e consome muito mais energia para atender as suas necessidades metabólicas a cada dia. Entretanto, em relação ao seu volume, o elefante tem uma área de superfície menor do que o camundongo. Essa relação se torna mais aparente se presumirmos de modo simplificado que todos os organismos têm o formato semelhante a uma caixa com lados de comprimento igual. Nesse caso, a área da superfície de um organismo (*AS*) aumenta proporcionalmente ao quadrado do seu comprimento (*C*), mas o volume (*V*) do organismo aumenta proporcionalmente ao cubo do seu comprimento:

$$AS = C^2$$

$$V = C^3$$

Resumidamente, à medida que um organismo cresce e se torna maior, o seu volume cresce mais rápido do que a sua área de superfície.

É claro que os organismos não têm o formato de caixas, mas os mesmos princípios se aplicam às formas que os organismos de fato apresentam. Como as necessidades metabólicas de um organismo estão relacionadas com o seu volume, e como o volume aumenta mais rápido do que a área de superfície, as necessidades metabólicas de um organismo aumentam mais rapidamente do que a área de superfície que troca energia e materiais entre o organismo e seu ambiente.

A relação entre a área superficial e o volume é particularmente relevante ao se considerar a troca de calor. Como os organismos grandes têm uma baixa razão superfície para volume, indivíduos maiores perdem e ganham calor através de suas superfícies mais lentamente do que indivíduos menores. Em geral, tamanhos maiores e razões menores de superfície para volume facilitam os indivíduos a manter suas temperaturas internas constantes em face de temperaturas externas variantes. A resistência a uma mudança na temperatura devido a um volume corporal grande é conhecida como **inércia térmica**. Embora a inércia térmica possa ser uma vantagem importante em ambientes frios, em ambientes quentes faz com que os indivíduos razoavelmente grandes tenham dificuldade em se livrar do calor excessivo. Por esse motivo, indivíduos grandes sofrem maior risco de superaquecimento. Entretanto, animais muito grandes podem se beneficiar da inércia térmica sob condições ambientais quentes, porque seus corpos se aquecem mais lentamente. Observamos um exemplo disso no caso dos camelos dromedários, cujos corpos muito grandes se aquecem lentamente durante o dia e então liberam esse calor durante a noite.

TERMORREGULAÇÃO

A capacidade de um organismo controlar a temperatura de seu corpo é conhecida como **termorregulação**. Alguns organismos, conhecidos como **homeotérmicos**, mantêm condições de temperatura constantes dentro das células. A manutenção de uma temperatura corporal interna constante possibilita que um organismo ajuste as suas reações bioquímicas para atuar de modo mais eficiente. Contrariamente, os **pecilotérmicos** não apresentam temperaturas corporais constantes. Esses termos nos informam se a temperatura de um organismo é constante ou variável, e não se as mudanças da temperatura do corpo são controladas interna ou externamente.

ECTOTÉRMICOS

Os **ectotérmicos** têm temperaturas corporais amplamente determinadas pelo seu ambiente externo. Eles tendem a ser organismos com baixas taxas metabólicas – como os répteis, os anfíbios, e as plantas – ou corpos pequenos – como os insetos – que não conseguem gerar ou reter calor suficiente para compensar as perdas de calor através de suas superfícies.

Embora os ectotérmicos mantenham temperaturas corporais que correspondem à temperatura do ambiente, eles não são incapazes de alterar a sua temperatura corporal. De fato, muitas espécies de ectotérmicos ajustam seu equilíbrio de calor de modo comportamental, ao se movimentarem para dentro ou para fora de uma sombra, mudando sua posição em relação ao Sol, ou ajustando seu contato com substratos quentes. Quando os lagartos-de-chifre estão quentes, por exemplo, eles diminuem a sua exposição à superfície do solo permanecendo eretos sobre suas pernas. Quando frios, eles se deitam sobre o solo e ganham calor por condução do solo e da radiação solar direta. Esse comportamento, conhecido como exposição ao calor, é muito difundido entre répteis e insetos (Figura 3.19). Os animais que se expõem à radiação do Sol conseguem regular de modo eficaz as suas temperaturas corporais. De fato, as suas temperaturas podem se elevar consideravelmente acima daquela do ar circundante, bem semelhante àquelas das aves e dos mamíferos. Algumas espécies maiores de ectotérmicos, tais como o atum, conseguem produzir uma quantidade significativa de calor ao exercitar seus músculos maciços. Essa flexão dos grandes músculos possibilita a esses peixes ficarem mais quentes do que o seu ambiente externo, tornando possível a eles nadarem e se alimentarem em águas relativamente frias.

Inércia térmica A resistência a uma mudança na temperatura devido a um volume corporal grande.

Termorregulação A capacidade de um organismo controlar a temperatura do seu corpo.

Homeotérmico Um organismo que mantém condições de temperatura constantes dentro das células.

Pecilotérmico Um organismo que não apresenta temperaturas corporais constantes.

Ectotérmico Um organismo com uma temperatura corporal amplamente determinada pelo seu ambiente externo.

Algumas plantas ocasionalmente conseguem produzir calor suficiente para tornar seus tecidos significativamente mais quentes do que o ambiente. O “repolho-de-gambá” (em inglês, *skunk cabbage*) (*Symplocarpus foetidus*), por exemplo, é uma planta de odor fétido que vive em solos úmidos no leste da América do Norte (Figura 3.20). O odor atrai polinizadores

insetos, como moscas, que tipicamente se alimentam de organismos mortos e em decomposição. O "repolho-de-gambá" brota novas folhas no início da primavera, até mesmo quando a neve ainda recobre o solo. As mitocôndrias da planta produzem calor metabólico suficiente em seus tecidos para elevar a sua temperatura até mais de 10 °C acima do ambiente externo. Essa conquista incrível requer uma grande quantidade de energia, mas proporciona uma diversidade de benefícios substanciais, incluindo o florescimento mais precoce na primavera, o desenvolvimento mais rápido das flores, e a proteção contra as temperaturas congelantes. Em uma espécie de "repolho-de-gambá", os cientistas descobriram que a geração de calor também melhora a taxa de germinação do pólen e o crescimento do tubo polínico nas flores. O calor também beneficia os polinizadores, que conseguem absorver uma parte do calor produzido pela planta. Coletivamente, a geração de calor nas plantas pode ser muito benéfica para elas e seus polinizadores.

Figura 3.19 Exposição ao calor. Os ectotérmicos, como estas tartarugas-pintadas (*Chrysemys picta*), normalmente se deitam ao Sol para aumentar sua temperatura corporal. (Fotografia de George Grall/National Geographic Stock.)

Figura 3.20 "Repolho-de-gambá". Usando as mitocôndrias para produzir calor, o "repolho-de-gambá" consegue elevar a sua temperatura até mais de 10 °C acima da temperatura ambiente. A temperatura elevada derrete uma abertura através da neve no início da primavera, tornando o "repolho-de-gambá" uma das primeiras plantas a brotar e atrair polinizadores para as suas flores. (Fotografia de JAPACK/age fotostock.)

Ao considerar as diversas adaptações dos ectotérmicos, devemos observar que eles não são necessariamente pecilotérmicos; a sua temperatura interna pode não variar muito. Embora seja verdadeiro que a sua temperatura é determinada pelo ambiente, a temperatura ambiental pode não ser altamente variável. Por exemplo, peixes que vivem nos oceanos polares estão sujeitos a águas muito frias, com pouca variação na temperatura. Esses peixes certamente são ectotérmicos, mas as suas temperaturas corporais são quase homeotérmicas.

ENDOTÉRMICOS

Os **endotérmicos** são organismos que conseguem produzir calor metabólico suficiente para elevar a temperatura corporal até uma temperatura mais alta do que a do ambiente externo. A maioria dos mamíferos e das aves mantém as suas

temperaturas corporais entre 36 °C e 41 °C, mesmo que a temperatura do ambiente ao redor possa variar de –50 °C até +50 °C. Esses organismos obtêm o benefício de uma atividade biológica acelerada em climas mais frios, onde podem conseguir forragear melhor, escapar de predadores e competir com outros indivíduos além dos ectotérmicos.

A manutenção das condições internas nos organismos que diferem significativamente das condições no ambiente externo requer muito trabalho e energia. Considere os custos para as aves e os mamíferos para a manutenção das altas temperaturas corporais constantes em ambientes frios. À medida que a temperatura do ar diminui, a diferença entre os ambientes interno e externo aumenta. Relembre que o calor é perdido através da superfície do corpo na proporção direta a essa diferença de temperatura. Considere, por exemplo, um animal que mantém a sua temperatura corporal em 40 °C. A uma temperatura exterior de 20 °C, ele perde calor muito mais rápido do que perderia a uma temperatura externa de 30 °C. Isso ocorre porque aos 20 °C, a temperatura externa é 20 °C mais baixa do que a sua temperatura corporal, enquanto uma temperatura externa de 30 °C é apenas 10 °C mais baixa do que a sua temperatura corporal. Para manter uma temperatura corporal constante, os organismos endotérmicos precisam substituir o calor perdido para o seu ambiente produzindo calor metabólico, ou ganhando calor por intermédio de outros meios, como radiação solar, condução ou convecção. A taxa metabólica necessária para manter uma determinada temperatura corporal aumenta na proporção direta da diferença entre a temperatura do corpo e a do ambiente.

Endotérmico Um organismo que consegue produzir calor metabólico suficiente para elevar a temperatura corporal até uma temperatura mais alta do que o ambiente externo.

ADAPTAÇÕES DO SISTEMA CIRCULATÓRIO

Você provavelmente notou que quando caminha em um dia frio, as suas mãos e os seus pés são as primeiras partes do corpo a se tornarem frias. Analogamente, como as pernas e os pés da maioria das aves não possuem penas, essas extremidades seriam possíveis fontes importantes de perda de calor em regiões frias, se elas fossem mantidas na mesma temperatura do restante do corpo. As extremidades expostas perdem calor rapidamente em virtude da sua alta razão entre área superficial e volume. A condução do calor, especialmente nas extremidades expostas, funciona contra a manutenção de uma temperatura corporal quente constante. Os ectotérmicos e os endotérmicos desenvolveram diversas adaptações para minimizar o impacto das extremidades resfriadas e, assim, auxiliar na manutenção de uma temperatura quente no centro do corpo, onde muitos órgãos vitais estão localizados.

Uma adaptação proeminente é o *desvio sanguíneo* (*blood shunt*). O **desvio sanguíneo** ocorre quando vasos sanguíneos específicos podem ser desligados – em locais denominados esfíncteres *pré-capilares* – de modo que uma quantidade menor do sangue quente dos animais flui até as extremidades frias, como os membros dianteiros e os membros traseiros. Em vez disso, uma grande parte desse sangue é redirecionada para as veias antes que ele atinja as extremidades. Das veias, ele retorna para o coração, conforme mostrado na Figura 3.21. Ao enviar menos sangue para as áreas não vitais, tais como os membros, o sangue sofre menos resfriamento, possibilitando que o centro do corpo do animal mantenha uma temperatura interna constante, ao mesmo tempo que gasta menos energia.

Desvio sanguíneo Uma adaptação que possibilita que vasos sanguíneos específicos sejam desligados, de modo que menos sangue quente de um animal flua para as extremidades frias.

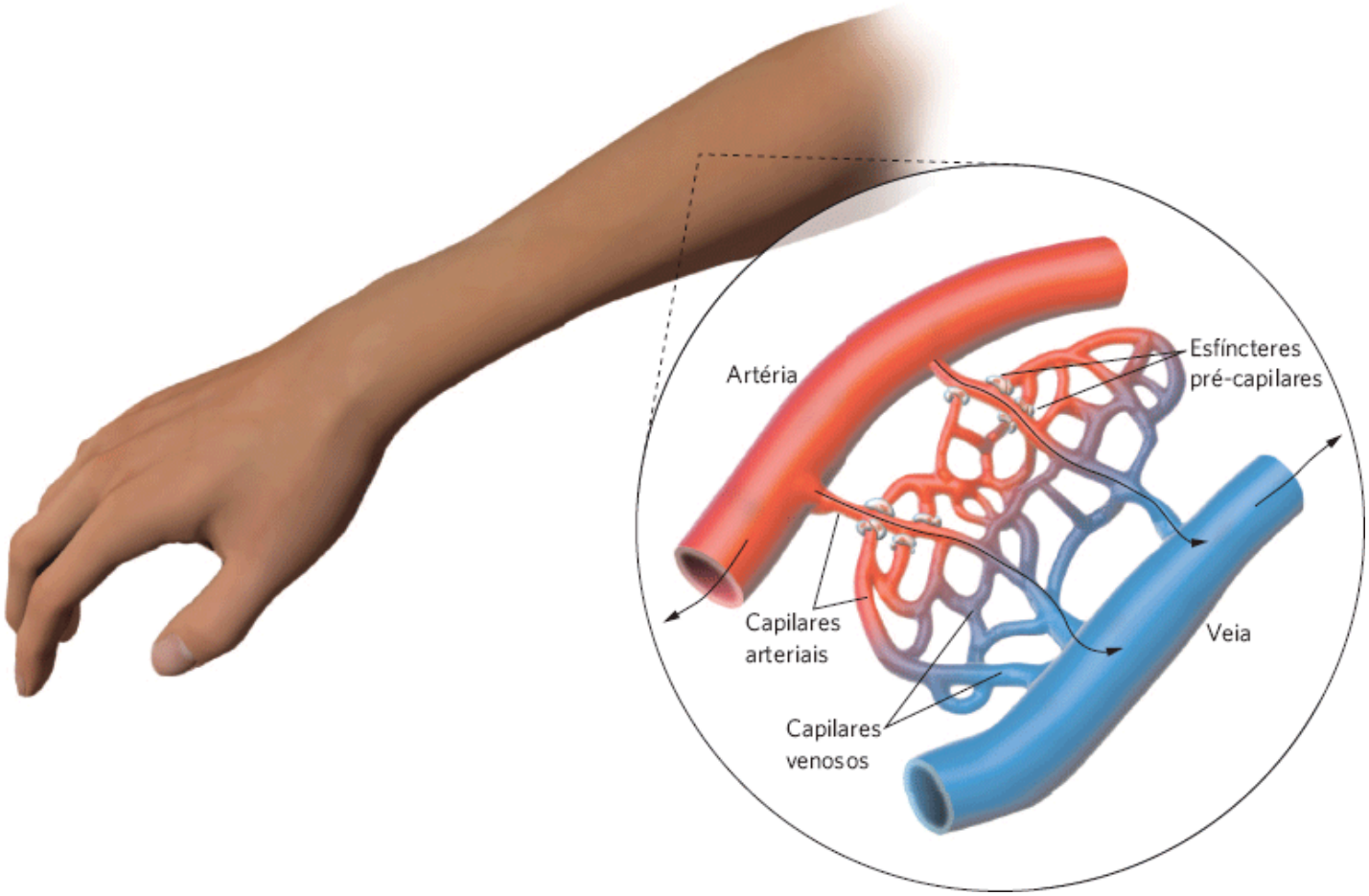


Figura 3.21 Desvio sanguíneo. Em ambientes frios, alguns animais conseguem fechar determinados vasos sanguíneos em seus esfíncteres pré-capilares. Isso reduz o fluxo de sangue das artérias para as extremidades, e de volta para as veias, o que limita a quantidade de sangue resfriado que retorna para o coração.

Outra adaptação para as extremidades frias é a circulação contracorrente. No Capítulo 2 observamos que os peixes maximizam a captação do oxigênio por meio desse mecanismo; o sangue em suas guelras flui na direção oposta à da água. Um arranjo similar ocorre com a posição das veias e das artérias nas extremidades de muitos animais; as artérias que transportam o sangue quente para longe do coração e em direção às extremidades correm próximo às veias que transportam o sangue resfriado vindo das extremidades e de volta ao coração. A Figura 3.22 mostra um exemplo. Quando uma gaivota fica em pé sobre o gelo ou nada com seus pés em águas geladas, ela conserva o calor ao utilizar a circulação contracorrente em suas pernas. O sangue quente nas artérias que segue para os pés se resfria à medida que passa próximo das veias que retornam o sangue frio para o corpo. Em vez de ser perdido para o ambiente, o calor é transferido do sangue nas artérias para o sangue nas veias. Os próprios pés são mantidos ligeiramente acima do congelamento, o que minimiza a transferência de calor para o ambiente. Os músculos utilizados no nado e na caminhada encontram-se na parte superior da perna, isolados pelas penas que mantêm a parte superior das pernas próxima à temperatura corporal central.

As diversas variações de adaptações para a vida sobre a terra é um testemunho fascinante da capacidade da seleção natural em favorecer os atributos que melhoram a aptidão dos organismos. Seja considerando a adaptação das plantas para obter água e nutrientes, a diversidade de cenários para realizar a fotossíntese sob diferentes condições ambientais ou a capacidade dos animais para equilibrar água, sal, nitrogênio e calor, essas adaptações evoluíram para facilitar a transição da vida na água para a vida sobre a terra. Ainda neste livro retornaremos a muitas dessas adaptações à medida que procurarmos compreender a ecologia das comunidades e dos ecossistemas.

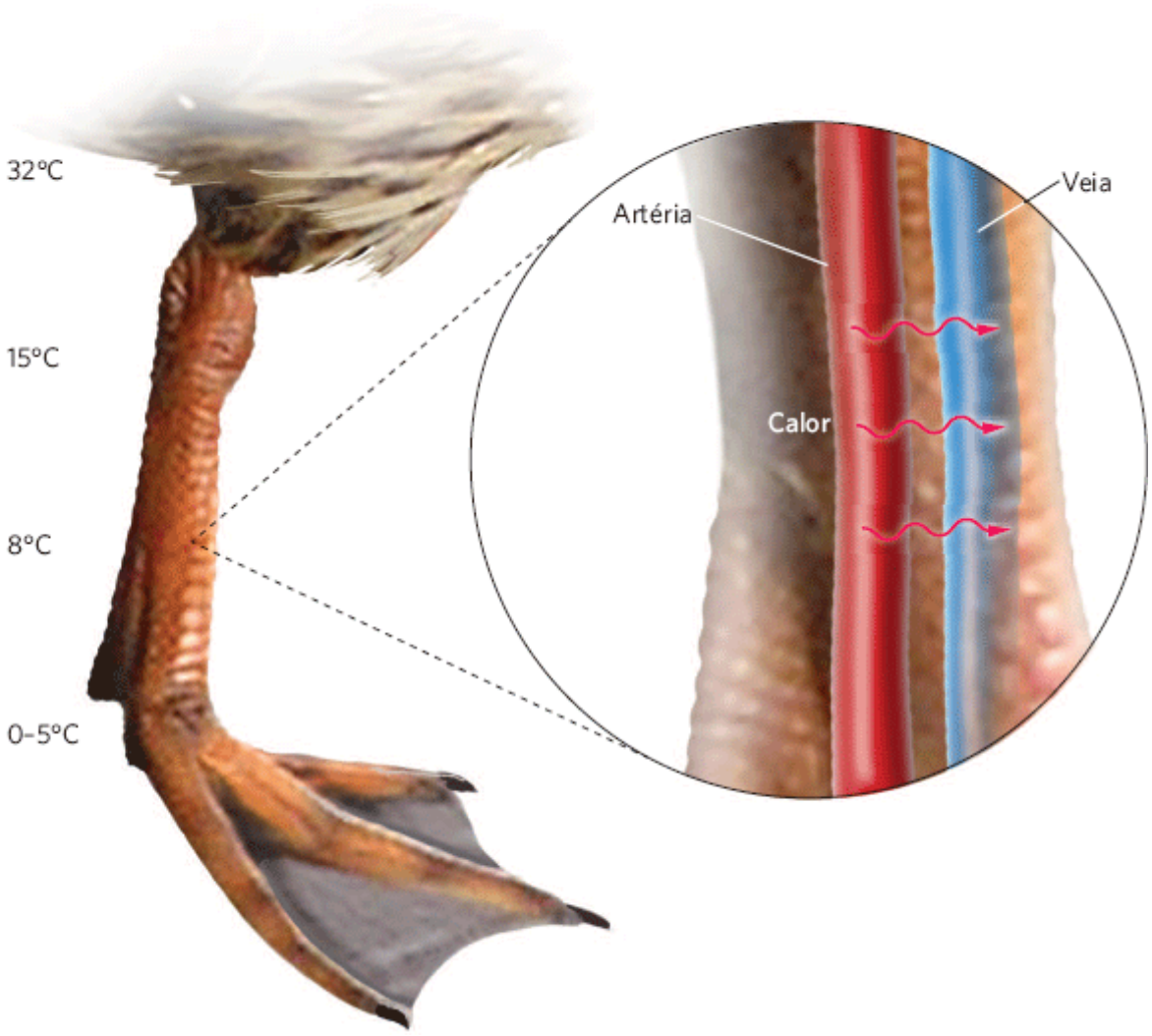


Figura 3.22 Circulação sanguínea contracorrente. As artérias na perna de uma gaivota que transportam sangue quente do coração para os pés estão posicionadas próximo às veias que transportam o sangue frio dos pés de volta para o coração. Esse posicionamento das artérias e das veias possibilita que as aves transfiram o calor das artérias para as veias.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

O DESAFIO DE CULTIVAR ALGODÃO

Algodoeiros. O algodão apresenta diversas adaptações que o auxiliam a superar condições quentes e secas. (Fotografia de David Nance/ARS/USDA.)

Neste capítulo examinamos os desafios do ambiente terrestre e as adaptações que os organismos desenvolveram para lidar com esses desafios. Para as plantas, existem os desafios de extrair água e nutrientes do solo e em seguida fotossintetizar à custa da água perdida para a transpiração. Ao mesmo tempo, as plantas precisam equilibrar sua água e sais e paralelamente lidar com os ganhos e perdas de calor que podem levar os organismos ao limite de suas tolerâncias às temperaturas. Para compreender como um organismo lida com todos esses desafios, observaremos o algodoeiro comum.

O algodão é uma plantação importante em todo o mundo em virtude de suas muitas utilizações, que variam desde as vestimentas até o óleo de sua semente. O algodão é cultivado normalmente nas regiões do mundo com temperaturas quentes, com altas ou baixas quantidades de precipitação. Nos EUA, quase metade do algodão é cultivado no "cabo-de-frigideira" (em inglês, *panhandle*) do Texas. Assim como muitas regiões áridas, o "cabo-de-frigideira" do Texas sofre secas em alguns poucos anos. Em 2011, o Texas sofreu uma das piores secas já registradas, e isto o tornou uma região difícil para o cultivo do algodão.

Embora as plantas C_3, como o algodão, estejam tipicamente associadas a *habitats* mais úmidos, o algodão também consegue crescer bem em locais relativamente secos. Entretanto, secas prolongadas frequentemente fazem com que os fazendeiros irriguem os campos de algodão, porque os algodoeiros jovens possuem sistemas radiculares relativamente pequenos e superficiais, com grande dificuldade para obter água. Como observamos com os cactos e outras plantas suculentas, sistemas radiculares superficiais podem ser eficazes na captação da água de eventos de chuvas breves, mas apenas se uma planta conseguir armazenar o excesso de água em seus tecidos. Entretanto, o algodão apresenta uma capacidade limitada de armazenamento da água.

Os solos no "cabo-de-frigideira" do Texas variam do franco à argila. Relembre de nossa discussão anterior e da Figura 3.4 que esses solos têm uma capacidade de campo de moderada a alta. Entretanto, eles também têm um ponto de murchamento de moderado a alto, o que dificulta ao algodão extrair água desses solos. Além disso, a irrigação superficial pode levar à salinização do solo.

No Texas, o algodão é plantado tradicionalmente no início de maio e colhido em julho ou agosto. Como julho e agosto podem ser meses muito secos, os fazendeiros têm conduzido experimentos com datas de plantio mais precoces. Quando o algodão é plantado em abril, os algodoeiros florescem no fim de junho e produzem uma safra maior, em parte porque as plantas evitam os meses mais secos de julho e agosto. As plantas que sofrem o estresse da falta de água podem abortar o desenvolvimento de suas flores, e as flores são a fonte das fibras do algodão. Além disso, o algodão plantado mais precocemente amadurece em junho, quando os dias são mais longos e as plantas têm mais horas de luz durante o dia para realizar a fotossíntese. Em 2010, pesquisadores relataram que, embora uma data de plantio mais precoce seja eficaz, ela funciona apenas se as plântulas forem irrigadas para suplementar a escassez de água da chuva natural. Sem a irrigação, essas plântulas, que têm um sistema radicular pequeno, não conseguem sobreviver.

Para ajudar os fazendeiros a conquistar produções de safras maiores, os cientistas conduziram muitas pesquisas sobre como tornar o algodão mais resistente à seca. Recentemente, pesquisadores descobriram que, quando a citocinina, um hormônio natural das plantas, é borrifada sobre os algodoeiros jovens, ela induz um crescimento de sistemas radiculares maiores nas plantas. Com mais raízes, que conseguem penetrar mais profundamente no solo, o algodão reduz sua propensão a

sofrer os efeitos de falta de água. A citocinina também estimula os algodoeiros a acumularem um revestimento externo ceroso, que sabidamente torna as plantas menos suscetíveis à perda de água. Essas duas respostas proporcionam um aumento de 5 a 10% nas produções das safras sob condições de seca.

Os algodoeiros também precisam lidar com as temperaturas quentes. Pesquisadores observaram que a temperatura ideal para o crescimento do algodão é uma alta diurna de 28 °C. Entretanto, as temperaturas nas quais o algodão é cultivado podem facilmente exceder os 38 °C. Nessas temperaturas mais altas, a enzima RuBisCO não funciona tão bem. Conforme discutimos, a RuBisCO é uma enzima importante para a fotossíntese C_3; um desempenho fraco da RuBisCO resulta em uma taxa mais baixa de fotossíntese e, por sua vez, menores produções de algodão. Os esforços para o cultivo da planta desenvolveram variedades de algodão tolerantes ao calor, com variações da enzima RuBisCO, que continua a desempenhar bem sob temperaturas mais altas.

Foram cultivadas outras variedades de algodão para transpirar quantidades mais altas de vapor de água para fora de seus estômatos, o que melhora a capacidade da planta de se resfriar via evaporação. Essas variedades de algodão conseguem apenas transpirar mais vapor de água para fora de seus estômatos se tiverem um abundante suprimento de água entrando em suas raízes, e portanto devem ser cultivadas em solos que sejam naturalmente úmidos ou irrigados.

A história do algodão ilustra como as adaptações possibilitam que uma espécie viva sob uma diversidade de condições ambientais desafiadoras sobre a terra. Ela também ilustra como um conhecimento dessas adaptações pode auxiliar os fazendeiros a ajustarem as suas práticas, e auxiliar os cientistas a cultivarem variedades de plantas que possam apresentar melhor desempenho em face desses desafios e produzir safras maiores. Entretanto, nem todos os desafios enfrentados pelas plantações agrícolas podem ser solucionados por meio do cultivo das plantas. Quando isto ocorre, só nos resta fazer os cultivos em regiões do mundo nas quais as suas adaptações se adequem melhor às condições ambientais.

Fontes: Pettigrew WT. Impact of varying planting dates and irrigation regimes on cotton growth and lint yield production. *Agronomy Journal* 2010; 102: 1379-1387.
Salvucci ME, Crafts-Brander SJ. Inhibition of photosynthesis by heat stress: The activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiologia Plantarum* 2004;120: 179-186.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A maioria das plantas terrestres obtém nutrientes e água do solo.** Os nutrientes do solo incluem nitrogênio, fósforo, cálcio e potássio. A capacidade de retenção da água, conhecida como a sua capacidade de campo, depende dos tamanhos das partículas no solo. A capacidade das plantas de absorver essa água exige que o potencial osmótico das raízes seja mais forte do que o potencial de matriz do solo. Essa água se movimenta para cima pelo caule da planta, até as suas folhas, por meio de uma combinação de pressão osmótica, coesão das moléculas de água, e força da transpiração.

■ **A luz solar fornece a energia para a fotossíntese.** No intervalo de variação da radiação eletromagnética produzida pelo Sol, apenas um estreito intervalo de comprimentos de onda é utilizado pelos pigmentos fotossintéticos das plantas. Essa energia solar é utilizada para fornecer energia para o processo da fotossíntese por meio da divisão das moléculas de água e da produção de oxigênio molecular e açúcar. Existem três vias de fotossíntese: C_3, C_4 e CAM. Cada uma difere no modo como ela captura o CO_2 e cada uma funciona melhor em determinadas condições ambientais. Essas vias diferentes com frequência estão associadas a adaptações estruturais que auxiliam as plantas de regiões áridas a conservarem a água.

■ **Os ambientes terrestres impõem um desafio para que os animais equilibrem a água, o sal e o nitrogênio.** Os organismos tentam alcançar a homeostase em todos esses compostos, tipicamente por meio da utilização de retroalimentações negativas. As plantas e os animais têm, ambos, uma diversidade de adaptações para equilibrar as suas concentrações de sal, água e resíduos nitrogenados.

■ **As adaptações às diferentes temperaturas possibilitam a existência de vida terrestre por todo o planeta.** Os organismos conseguem ganhar e perder calor por meio da radiação, condução, convecção e evaporação. Esses processos se combinam para formar a reserva de calor de um indivíduo. As temperaturas podem ser reguladas em diferentes graus pelos animais por meio do processo de termorregulação. Os pecilotérmicos apresentam temperaturas corporais variáveis, enquanto os homeotérmicos apresentam temperaturas corporais relativamente constantes. As temperaturas corporais dos ectotérmicos são amplamente determinadas por seu ambiente externo, enquanto os endotérmicos conseguem elevar suas temperaturas corporais para serem mais altas do que as temperaturas do ambiente externo. As adaptações adicionais que auxiliam na termorregulação incluem o desvio de sangue e a circulação contracorrente.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Explique a relação entre o tamanho das partículas do solo e a capacidade de campo do solo.

2. Explique por que a disponibilidade de água para as plantas é mais alta em solos com tamanhos de partículas intermediários entre a areia e a argila.

3. Com podemos saber com certeza que a pressão da raiz não é suficiente para explicar a movimentação da água nas árvores?

4. Explique como a luz atua como a principal fonte de energia para um animal carnívoro.

5. Por que a fotossíntese C_3 é ineficiente quando a concentração de CO_2 na folha é baixa?

6. Como as plantas CAM solucionam o problema de obtenção do CO_2 para a fotossíntese enquanto minimizam a perda de água?

7. Explique como as plantas utilizam adaptações estruturais para reduzir a perda de água.

8. Descreva os custos e os benefícios associados aos diferentes produtos nitrogenados excretados por peixes, mamíferos e aves.

9. Explique o conceito de uma retroalimentação negativa.

10. Se uma cobra está deitada sobre uma rocha no sol do deserto, como a temperatura corporal da cobra é afetada pela radiação, condução, convecção e evaporação?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | RELAÇÃO DA MASSA COM A ÁREA DE SUPERFÍCIE E O VOLUME

Neste capítulo, observamos que a área de superfície de um organismo aumenta aproximadamente como o quadrado do comprimento do organismo, enquanto o volume aumenta aproximadamente como o cubo do comprimento do organismo. Com a utilização dos dados a seguir, plote a relação entre o comprimento e a área de superfície e a relação entre o comprimento e o volume. Com base nesses dois gráficos, observe como os aumentos no comprimento corporal afetam o volume muito mais rapidamente do que a área de superfície.

COMPRIMENTO (cm)	ÁREA DE SUPERFÍCIE (cm^2)	VOLUME (cm^3)
10	100	1.000
20	400	8.000
30	900	27.000
40	1.600	64.000
50	2.500	125.000

*N.R.T.: O autor refere-se ao fato de que o que chamamos de calor é na verdade a vibração das moléculas, seus movimentos, portanto, a soma das energias cinéticas das moléculas de um corpo; dois corpos em contato transferem energia de movimento de suas moléculas (calor) para as moléculas do outro corpo.

CAPÍTULO 4

Adaptações a Ambientes Variáveis

Girinos de rã-arborícola-cinza. Os girinos de rã-arborícola-cinza que vivem sem predadores exibem alta atividade e desenvolvem caudas relativamente pequenas, que não são coloridas. Por outro lado, os girinos que crescem com predadores exibem baixa atividade e desenvolvem caudas grandes e vermelhas. (Fotografia deJohn I. Hammond.)

Os Fenótipos Finamente Ajustados das Rãs

A cada primavera, a fêmea da rã-arborícola-cinza (*Hyla versicolor*) deve escolher onde botará seus ovos. A rã-arborícola tem tamanho médio, vive em grande parte do leste da América do Norte, passando pela região central dos EUA até a costa do Golfo no Texas. Quando adultas, passam a maior parte do seu tempo nas florestas, alimentando-se de insetos nas árvores. Entretanto, na primavera as rãs machos e fêmeas se deslocam para a água para se acasalarem. Sob condições ideais, as fêmeas botam seus ovos em lagos livres de predadores durante os 2 meses necessários para que eclodam em girinos e em seguida se metamorfoseiem em rãs. Infelizmente, as fêmeas não têm como prever se um lago terá predadores nas semanas seguintes. Entretanto, seus filhotes desenvolveram uma capacidade impressionante de se ajustar a uma ampla variedade de diferentes ambientes com predadores.

Após uma rã fêmea botar seus ovos, os embriões sofrem um rápido crescimento e desenvolvimento; em apenas poucos dias, já estão prontos para eclodir. Contudo, a ocasião pode ser alterada dependo da presença de predadores como o lagostim, que normalmente consome ovos das rãs. Os embriões das rãs-arborícolas-cinzas, assim como de muitas espécies

de rãs, conseguem detectar a presença de predadores ao sentir os sinais químicos que eles produzem. Quando o embrião detecta um predador próximo, o desenvolvimento é acelerado e ele eclode em um girino antes do que normalmente ocorreria, reduzindo, assim, o risco de predação como embrião. Embora ele sobreviva ao predador de ovos, nasce menor do que se houvesse permanecido como um embrião durante um período mais longo.

> **"A presença ou a ausência de predadores influencia o fenótipo do girino."**

A rã-arborícola-cinza também desenvolveu a capacidade de responder à alteração das condições ambientais após a eclosão dos ovos em girinos. Assim como os embriões, os girinos da rã-arborícola-cinza conseguem sentir os predadores na água por meio de indicações químicas. Quando detectam a presença de um predador, os girinos se escondem no fundo do lago, se tornam menos ativos, e iniciam uma mudança de forma. Dentro de alguns poucos dias, após sentirem um predador, eles desenvolvem grandes caudas vermelhas. Embora o motivo da coloração vermelha permaneça um mistério, as grandes caudas melhoram a capacidade dos girinos de escapar dos predadores, porque atuam como um grande alvo de sacrifício, que pode ser perdido para um predador e crescer novamente. Entretanto, a energia necessária para o rápido desenvolvimento de uma grande cauda é tão grande que outras partes do corpo não conseguem crescer tão rapidamente. Consequentemente, os girinos com grandes caudas apresentam bocas menores e tratos digestórios mais curtos, que limitam a sua capacidade de comer e crescer.

Em resumo, a presença ou ausência de predadores influencia o fenótipo do girino. Em um ambiente sem predadores, ele se torna altamente ativo, com uma cauda curta e um crescimento rápido. Na presença de predadores, ele se torna inativo, com uma cauda grande e um crescimento lento. Mas a flexibilidade não acaba ali. Os girinos não apenas detectam a presença de predadores, como também distinguem suas diferentes espécies. Isto possibilita que distribuam o uso da sua energia de acordo com o nível de risco; eles ajustam suas defesas mais fortemente contra os predadores mais perigosos, e produzem defesas mais modestas contra os menos perigosos. Essa estratégia tem a vantagem de possibilitar que o girino use sua energia onde ela fará a maior diferença para sua sobrevivência.

Estudos adicionais também mostraram que os girinos conseguem detectar até mesmo o que um predador ingeriu no almoço. Quando um predador habitualmente se alimenta de girinos, os girinos da rã-arborícola passam mais tempo escondidos e sofrem mudanças na forma, como observamos. Entretanto, se o predador estiver se alimentando de alguma outra coisa, como caracóis, os girinos da rã-arborícola passam menos tempo escondidos e sofrem somente pequenas mudanças na forma. Essencialmente, os girinos detectam que se encontram em mais perigo em virtude de predadores que se alimentam de girinos do que com predadores que se alimentam de outras presas, e se defendem.

Os girinos da rã-arborícola-cinza também respondem a outras condições ambientais, incluindo a presença de competidores intraespecíficos e interespecíficos. Em poças sem predadores, muitos girinos sobrevivem e competem pelas algas, o alimento do qual dependem. Em resposta à escassez relativa de alimentos, desenvolvem bocas maiores e intestinos mais longos. As bocas maiores contêm fileiras mais amplas de projeções semelhantes a dentes, que melhoram a capacidade de raspar as algas de rochas e folhas. Os intestinos mais longos possibilitam uma extração mais eficiente da energia da quantidade de algas disponível. Entretanto, para desenvolver um grande corpo, o girino deve tirar energia da formação de sua cauda. Em consequência, os girinos que vivem em um ambiente com alta competição apresentam caudas menores. Existe um custo associado à adaptação fenotípica que se adéqua melhor à sobrevivência com a alta competição; se surgir um predador, os girinos com caudas menores serão mais vulneráveis, porque não têm o fenótipo adequado.

A história da rã-arborícola-cinza representa uma situação na qual uma espécie pode apresentar uma quantidade grande de variações ambientais dentro e entre as gerações. Em resposta a essa variação, a rã-arborícola-cinza desenvolveu uma ampla gama de estratégias que ajudam a melhorar sua aptidão. A resposta do girino da rã-arborícola-cinza representa apenas um exemplo de como os organismos evoluíram para responder à futura variação no seu ambiente. Neste capítulo, exploraremos a ampla diversidade de variações ambientais e observaremos como as espécies desenvolveram a capacidade de alterar o fenótipo em resposta a ambientes em mudança.

Fonte: Schoeppner NM, Relyea RA. Damage, digestion, and defense: The roles of alarm cues and kairomones for inducing prey defenses. *Ecology Letters* 2005;8: 505-512.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os sistemas e os processos ecológicos variam no tempo e no espaço.
- A variação ambiental favorece a evolução de fenótipos variáveis.
- Muitos organismos desenvolveram adaptações à variação nos inimigos, competidores e parceiros.
- Muitos organismos desenvolveram adaptações às condições abióticas variáveis.
- Migração, armazenamento e dormência são estratégias para sobreviver às variações ambientais extremas.
- A variação na qualidade e na quantidade dos alimentos é a base da teoria do forrageamento ótimo.

▶ Nos Capítulos 2 e 3, discutimos a variação das condições ambientais em ambientes aquáticos e terrestres e as muitas adaptações que os organismos desenvolveram para lidar com essas condições. Entretanto, as condições ambientais que um

organismo enfrenta também variam consideravelmente ao longo do tempo e entre os diferentes locais. Neste capítulo, observaremos a variação ambiental e as adaptações que os organismos desenvolveram para responder a estes ambientes em mudanças.

Os sistemas e os processos ecológicos variam no tempo e no espaço

A maioria das características do ambiente é alterada com o tempo e o espaço, e podem mudar em velocidades diferentes. Por exemplo, a temperatura do ar pode cair drasticamente em questão de horas à medida que uma frente fria passa por uma região. Por outro lado, a água oceânica pode necessitar de semanas ou meses para ser resfriada na mesma quantidade. Nesta seção, observaremos a variação temporal e espacial no ambiente, e em seguida iremos uni-las para verificar como elas estão relacionadas.

VARIAÇÃO TEMPORAL

A variação temporal no ambiente descreve como as condições ambientais mudam com o tempo. Algumas variações temporais são previsíveis, incluindo a alternância das mudanças diurnas e noturnas e sazonais na temperatura e na precipitação. Sobrepostos a esses ciclos previsíveis existem variações irregulares e imprevisíveis, incluindo o *tempo* e o *clima*. O **tempo**[1] se refere à variação na temperatura e na precipitação em períodos de horas ou dias. O **clima** se refere às condições atmosféricas típicas que ocorrem ao longo de todo ano, medidas durante muitos anos. Por exemplo, o clima de Wyoming é tipicamente frio e com neve no inverno, mas quente e seco no verão. Entretanto, o tempo em qualquer dia em particular não pode ser previsto com muita antecedência; ele pode variar em intervalos de algumas poucas horas ou dias com o deslocamento de massas de ar frias e quentes. Embora o clima descreva as condições médias de um determinado local durante todo o ano, o clima também pode variar durante longos períodos de tempo. Por exemplo, um local pode apresentar uma série de anos que são muito mais úmidos ou secos do que o ano médio.

Alguns tipos de variação temporal podem causar grandes impactos sobre os ecossistemas, mas ocorrem raramente em um local em particular. Por exemplo, secas, incêndios, tornados e *tsunamis* podem causar alterações de grande porte na paisagem, ainda que a sua frequência em um local em particular seja rara. O grande *tsunami* que atingiu o Japão em 2011, por exemplo, foi de uma magnitude que não havia sido observada em mais de cem anos (Figura 4.1). Outras fontes de variação temporal, como o atual aquecimento da Terra, ocorrem muito lentamente ao longo de décadas e séculos.

Alguns ecossistemas podem sofrer variação temporal em intervalos razoavelmente regulares. Em bosques de pinheiros, por exemplo, acículas e galhos se acumulam ao longo do tempo, aumentando a probabilidade de um incêndio destrutivo à medida que o tempo desde o último incêndio aumenta, e contribuindo para a ocorrência de incêndios florestais em intervalos razoavelmente regulares. De modo similar, as doenças transmissíveis podem se difundir em uma população em intervalos regulares. Após uma exposição inicial a uma doença, muitos indivíduos desenvolvem imunidade. Entretanto, à medida que novos indivíduos sem imunidade são produzidos ou se juntam à comunidade, a doença pode aparecer novamente na população. Como resultado, a prevalência da doença flutua ao longo do tempo a cada poucos anos. Nesses casos, a variação temporal no ambiente apresenta um ciclo razoavelmente regular.

Como os organismos e as populações respondem à variação temporal em seu ambiente depende da severidade da mudança e com que frequência ela ocorre. Em geral, quanto mais extremo o evento, menos frequentemente acontece. Entretanto, a severidade e a frequência dos eventos são medidas relativas; elas dependem do organismo que sofre com elas. Incêndios florestais que ocorrem a cada 20 anos podem afetar uma árvore de vida longa diversas vezes, mas podem afetar apenas uma das 20 gerações de um inseto que tem uma duração de vida de 1 ano.

Tempo A variação na temperatura e na precipitação em períodos de horas ou dias.

Clima As condições atmosféricas típicas que ocorrem ao longo de todo o ano, medidas durante muitos anos.

Figura 4.1 Variação temporal no ambiente. Alguns eventos ambientais de grande porte são raros, mas apresentam grandes efeitos sobre os seres humanos e outros organismos. Por exemplo, o terremoto e o subsequente *tsunami* que atingiram o Japão em 2011 eram eventos improváveis, mas causaram perdas catastróficas. (Fotografia de Reuters/Mainchi Shumbun/Landov.)

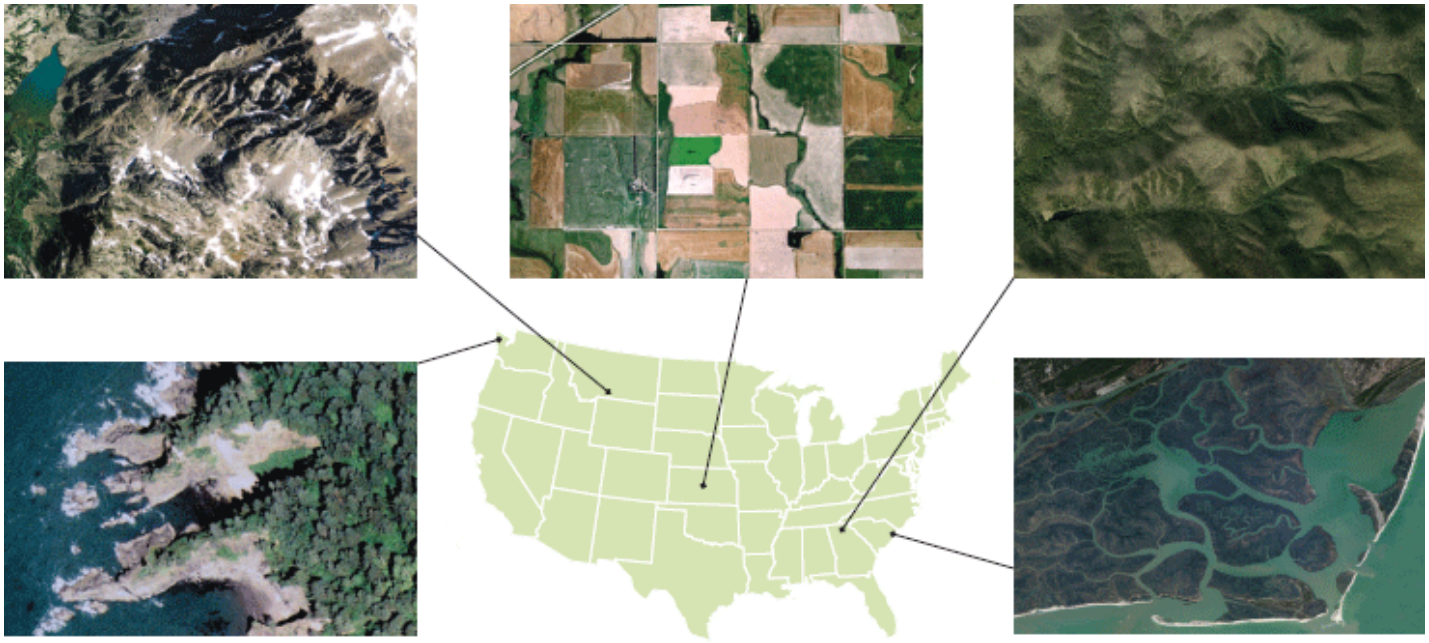


Figura 4.2 Variação espacial no ambiente. À medida que uma pessoa viaja da costa oeste para a costa leste dos EUA, existe uma variação notável nos *habitats* naturais e alterados pelos humanos. (Fotografias por (em sentido horário, a partir do topo ao centro): USDA Farm Service Agency, © 2012 Google; DigitalGlobe/Getty Images; DigitalGlobe/Getty Images; U. S. Geological Survey, © 2012 Google; USDA Farm Service Agency, © 2012 Google.)

VARIAÇÃO ESPACIAL

A variação ambiental também ocorre de um local para outro. Variações no clima, na topografia e no tipo de solo causam heterogeneidade de macroescala (Figura 4.2). Se você voasse pelos EUA do Oregon até a Carolina do Sul, por exemplo, você observaria uma série de alterações ambientais de grande porte e em larga escala ao longo da viagem; a costa oeste rochosa, as florestas do noroeste, as terras de pastagem do oeste, as fazendas do meio-oeste, as florestas do leste e as praias costeiras. Em menores escalas, a variação ambiental ocorre pelas estruturas das plantas, atividades dos animais, composição do solo e atividades humanas. Assim como com a variação temporal, uma escala de variação espacial em particular pode ser importante para um organismo, mas não para outro. A diferença entre o topo e o lado inferior de uma folha, por exemplo, é importante para um pulgão, mas não para um alce-americano, que ingere com alegria a folha inteira, o pulgão e tudo.

Deslocando-se através de ambientes que variam no espaço, um indivíduo vivencia a variação ambiental como uma sequência no tempo. Em outras palavras, um indivíduo que se move percebe a variação espacial como uma variação temporal. Quanto mais rápido ele se move, e quanto menor a escala da variação espacial, mais rapidamente o indivíduo encontra novas condições ambientais e mais curta é a escala temporal da variação. Esse princípio é aplicável para as plantas

e para os animais. Por exemplo, à medida que as raízes das plantas crescem, elas trilham seu caminho pelo solo, e os solos comumente contêm uma variação em pequena escala na umidade e nos nutrientes. Se as raízes de uma planta crescerem rapidamente em um solo com uma fina escala de variação, as raízes das plantas frequentemente encontrarão novos ambientes no solo. Analogamente, o vento e os animais dispersam as sementes das plantas. A variedade de *habitats* aos quais as sementes poderiam alcançar depende da distância que elas viajam e da escala da variação espacial daquele *habitat*.

CORRELAÇÃO DAS DIMENSÕES ESPACIAISE TEMPORAIS

Cientistas observaram que a extensão do espaço afetado por um evento normalmente está positivamente relacionada com a sua duração no tempo. Ao observar a Figura 4.3, vemos que tempestades afetam tipicamente áreas relativamente pequenas e duram apenas alguns poucos minutos, enquanto furacões infligem devastações por centenas de quilômetros e duram dias ou semanas. Padrões semelhantes podem ser observados nos oceanos. As correntes de vórtices, que são correntes oceânicas circulares que abrangem de 100 a 200 km, podem durar apenas alguns poucos dias. Os giros oceânicos, que são grandes correntes que circulam entre os continentes, podem durar diversos anos. A circulação profunda, que envolve correntes que misturam todos os oceanos do mundo, dura centenas de anos.

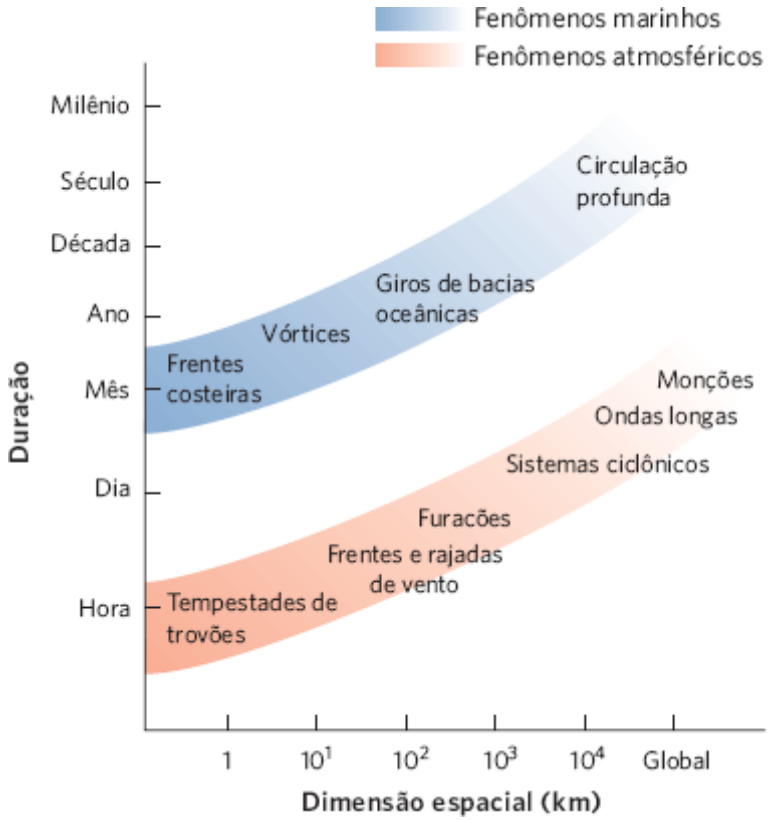


Figura 4.3 Variação espacial e temporal em diferentes processos físicos. Existe uma relação entre o período de tempo e a dimensão espacial dos fenômenos físicos em ambientes marinhos e atmosféricos. Os processos que afetam uma grande área também permanecem por um longo período. Os fenômenos atmosféricos variam em escalas de tempo mais curtas do que os fenômenos marinhos e, em relação a uma dimensão espacial em particular, os fenômenos marinhos têm uma duração temporal muito maior do que os fenômenos atmosféricos.

A topografia e a geologia são transformadas em uma velocidade muita lenta por processos como criação de montanhas, erupções vulcânicas, erosão e até mesmo deriva continental. As variações no relevo têm escalas temporais muito longas. Contrariamente, a heterogeneidade espacial no oceano aberto é o resultado de processos físicos na água, que mudam mais rapidamente do que aqueles nas rochas e no solo. Como o ar é ainda mais fluido que a água, os processos atmosféricos têm escalas de tempo muito curtas em qualquer dada escala espacial.

A variação ambiental favorece a evolução de fenótipos variáveis

Como observamos no início deste capítulo, a sobrevivência e o crescimento dos girinos da rã-arborícola dependem das condições ambientais que experimentam, e de como eles alteram seus fenótipos em resposta. Como visto nos capítulos anteriores, todos os fenótipos são produto dos genes interagindo com os ambientes. Em resultado, os atributos induzidos ambientalmente têm uma base genética, mas refletem a capacidade do ambiente de ligar ou desligar determinados genes, o que causa o desenvolvimento de diferentes fenótipos. Os ambientes que induzem essas alterações podem mudar tão rapidamente quanto em uma geração, ou um tanto quanto mais lentamente e atravessar diversas gerações. A experiência da

rã-arborícola é um bom exemplo; os predadores e os competidores podem diferir significativamente de uma poça para outra em um determinado ano, de um ano para outro em uma mesma poça, e até mesmo de uma semana para a outra em um período suficiente para que uma geração de girinos sofra metamorfose e deixe a poça na forma de rãs. Nesta seção, examinaremos como a produção de diferentes fenótipos pode ser uma estratégia eficaz em ambientes mutantes. Também examinaremos a importância dos sinais ambientais confiáveis, a velocidade na qual os diferentes atributos podem ser alterados e se os fenótipos induzidos ambientalmente podem ser revertidos.

COMPENSAÇÕES FENOTÍPICAS

No Capítulo 2, observamos que a truta-arco-íris, que expressa isoenzimas de água fria em seus tecidos, tem um desempenho bom em água fria e ruim em água quente. Por outro lado, peixes que expressam isoenzimas de água morna têm um desempenho bom em águas mornas e ruim em águas frias (Figura 2.20). Por todo o mundo natural, observamos que um fenótipo bem adequado a um ambiente pode estar mal adequado a outros.

A Figura 4.4 mostra a aptidão fenotípica em relação ao ambiente. Na Figura 4.4A, um indivíduo que possui um fenótipo X está bem adaptado ao ambiente X e, portanto, apresenta alta aptidão. Entretanto, no ambiente Y, o fenótipo deixa de estar bem adequado ao ambiente e, portanto, apresenta aptidão reduzida. Por outro lado, um indivíduo que possui um fenótipo Y está bem adequado ao ambiente Y e apresenta alta aptidão no ambiente Y. Entretanto, está mal adequado ao ambiente X, de modo que apresenta redução da aptidão no ambiente X. Quando um determinado fenótipo apresenta aptidão maior em um ambiente e outros fenótipos aptidão maior em outros ambientes, dizemos que existe uma **compensação fenotípica**, o que significa que nenhum dos dois fenótipos tem boa aptidão em ambos os ambientes.

Mas, e se um indivíduo pudesse produzir uma diversidade de fenótipos e cada fenótipo pudesse ter bom desempenho em um ambiente específico? Os indivíduos com mutações que possibilitam a eles produzir fenótipos únicos adequados a ambientes diferentes apresentariam uma aptidão alta em ambos os ambientes e, portanto, seriam favorecidos pela seleção natural. A capacidade de um único genótipo produzir diversos fenótipos é denominada **plasticidade fenotípica**, um fenômeno muito difundido na natureza; quase todos os organismos – bactérias, protistas, plantas, fungos e animais – têm atributos de plasticidade fenotípica. Os diferentes atributos podem ser alterados em velocidades diferentes e esses atributos induzidos ambientalmente podem ser reversíveis ou irreversíveis. Mudando seus atributos, um indivíduo frequentemente mantém um alto nível de desempenho quando o ambiente muda. Isso significa que os atributos de plasticidade fenotípica com frequência são um mecanismo que alcança a homeostase, um conceito que discutimos no Capítulo 3.

A Figura 4.4B mostra a vantagem de ser fenotipicamente plástico. Contrariamente aos dois genótipos não plásticos, rotulados como genótipo X e genótipo Y, o genótipo plástico, rotulado como genótipo Z, apresenta aptidão relativamente alta em ambos os ambientes, porque consegue produzir um fenótipo que é quase tão apto quanto o genótipo X no ambiente X e um quase tão apto quanto o genótipo Y no ambiente Y. Se examinarmos a aptidão média dos três diferentes genótipos na Figura 4.4C, observamos que ela é mais alta em relação ao genótipo plástico. Sempre que a variação ambiental coincidir com as compensações fenotípicas entre diferentes ambientes, a seleção natural favorecerá a evolução da plasticidade fenotípica.

Compensação fenotípica Uma situação na qual um determinado fenótipo apresenta maior aptidão em um ambiente, enquanto outros fenótipos apresentam maior aptidão em outros ambientes.

Plasticidade fenotípica A capacidade de um único genótipo produzir diversos fenótipos.

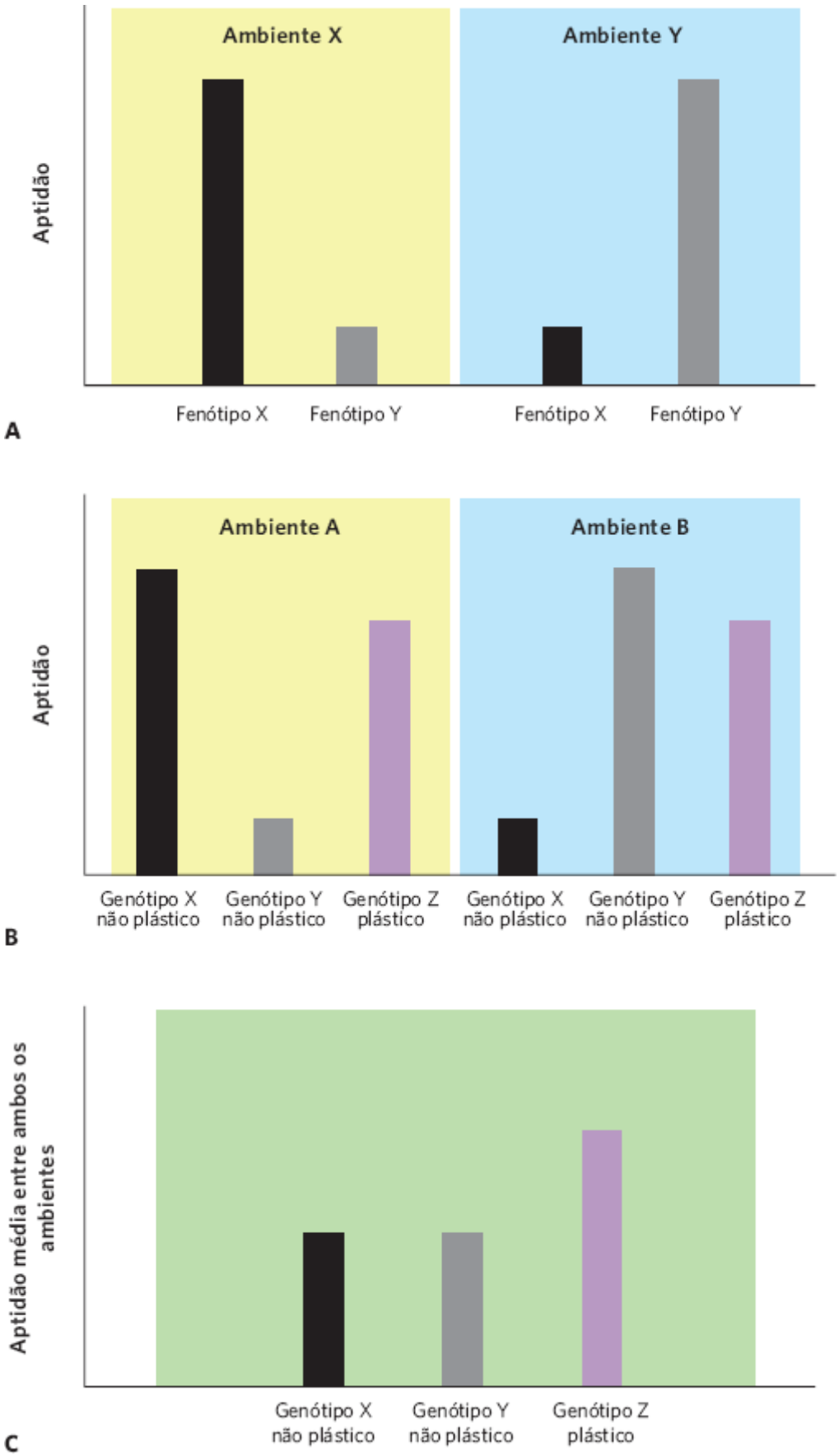


Figura 4.4 Ambientes, fenótipos e aptidão. Os diferentes ambientes fazem com que os fenótipos apresentem várias quantidades de aptidão. **A.** A plasticidade fenotípica se desenvolve porque um fenótipo tem alta aptidão em um ambiente e baixa em outro ambiente. **B.** Em virtude dessa compensação, os genótipos não plásticos apresentam alta aptidão em um ambiente, mas baixa em outros ambientes. Contrariamente, um genótipo plástico pode apresentar alta aptidão em ambos os ambientes. **C.** Se considerarmos a aptidão média entre ambos os ambientes, observamos que o genótipo plástico apresenta aptidão média mais alta do que qualquer um dos dois genótipos não plásticos.

Durante um longo período, cientistas aplicaram o conceito de plasticidade fenotípica a determinados tipos de atributos, como alterações na morfologia ou fisiologia. Entretanto, atualmente os cientistas reconhecem que muitos outros tipos de atributos – por exemplo, comportamento, crescimento, desenvolvimento e reprodução – geralmente representam fenótipos

alternativos que podem ser alterados sob diferentes condições ambientais. Como resultado, a estrutura conceitual da plasticidade fenotípica foi expandida nos últimos anos para considerar todos esses tipos de atributos.

Podemos observar a vantagem da plasticidade fenotípica no exemplo dos girinos da rã-arborícola-cinza discutida no início deste capítulo. Em ambientes com predadores, os girinos produzem um fenótipo que está bem adequado para a fuga. Entretanto, o custo desse fenótipo é um crescimento mais lento. Em ambientes livres de predadores, os girinos produzem um fenótipo diferente, que está bem adequado a um crescimento mais rápido. Entretanto, o custo desse fenótipo é o aumento da vulnerabilidade aos predadores. Com apenas um fenótipo possível, os girinos teriam um desempenho pobre sempre que o ambiente mudasse. Contrariamente, um girino que consegue alterar o seu comportamento e o seu formato corporal se desempenha relativamente bem quando o ambiente muda.

A vantagem na aptidão da plasticidade fenotípica ocorre sempre que a variação ambiental no espaço ou no tempo acontece com frequência. Se as condições ambientais são frequentemente alteradas, então o fenótipo favorecido pela seleção natural também muda com frequência e isto proporciona ao genótipo plástico uma aptidão média mais alta do que ao genótipo não plástico. Se a variação espacial ou temporal não for comum, um único fenótipo será favorecido; o genótipo não plástico que tem a aptidão maior no ambiente estável será favorecido se ele tiver uma aptidão maior do que o genótipo plástico.

SINAIS AMBIENTAIS

Para um organismo alterar seu fenótipo de modo adaptativo, ele primeiramente deve ser capaz de perceber suas condições ambientais. Por exemplo, o girino da rã-arborícola-cinza primeiramente sente se o laguinho contém predadores ou competidores, e em seguida altera seu fenótipo para melhorar a aptidão. Como veremos no decorrer deste capítulo, os sinais ambientais podem assumir muitas formas, incluindo odores, visões, sons e alterações nas condições abióticas. Dos numerosos sinais potenciais que um organismo pode utilizar, os melhores são aqueles que oferecem as informações mais confiáveis a respeito do ambiente. Por exemplo, um organismo que necessita de um sinal confiável a respeito da competição pelos alimentos pode utilizar a presença de uma grande quantidade de coespecíficos – membros de sua própria espécie – que irão ingerir a mesma coisa. Mas se muitos alimentos estiverem disponíveis, até mesmo uma grande quantidade de coespecíficos não resultará em competição pelos alimentos e será um indicador pobre do nível de competição. Um sinal ambiental melhor da competição pelos alimentos poderia ser a quantidade de alimentos que um indivíduo consegue adquirir a cada dia. Em um ambiente com alta competição, um indivíduo sempre sofrerá um declínio na quantidade de alimentos disponível por dia. Portanto, a ingestão diária de alimentos é um indicador mais confiável de uma alta competição do que o número de coespecíficos. Quando os organismos têm indicações muito confiáveis, eles conseguem produzir de modo mais preciso um fenótipo que é bem adequado ao ambiente.

VELOCIDADE E REVERSIBILIDADE DA RESPOSTA

Atributos fenotipicamente plásticos respondem às alterações no ambiente em velocidades diferentes. Algumas das alterações do atributo são irreversíveis. As respostas mais rápidas são tipicamente atributos comportamentais, que podem ser alterados em segundos. Por exemplo, a maioria das presas responde rapidamente à perseguição de um predador; com frequência é necessário menos de um segundo para que a presa fuja. A plasticidade fisiológica, uma mudança induzida ambientalmente na fisiologia de um indivíduo – por vezes denominada **aclimatação** – também pode ser relativamente rápida. Considere o tempo necessário que leva para os humanos se aclimatizarem às condições de baixo teor de oxigênio causadas pelas mais baixas pressões do ar em altas altitudes, ou o tempo necessário para que a pele humana bronzeie. Ambas mudanças fisiológicas podem ser conquistadas em apenas alguns poucos dias. Contrariamente a estas mudanças comportamentais e fisiológicas, as alterações na morfologia – incluindo alterações no formato do corpo e no tamanho dos órgãos internos – e as alterações na história de vida – incluindo o tempo até a maturidade sexual e o número de filhotes produzidos – podem demorar consideravelmente mais tempo, com frequência na escala de semanas, meses ou anos.

As diferenças na velocidade de resposta apresentam implicações para a reversibilidade dos atributos induzidos. Os atributos comportamentais que são induzidos por uma mudança no ambiente tipicamente podem ser rapidamente revertidos se o ambiente retornar à sua condição original. Por exemplo, um animal consegue ajustar rápida e facilmente a sua ingestão alimentar à medida que as condições alimentares mudam com o tempo. As mudanças induzidas na morfologia e na história de vida são mais difíceis de reverter. Para muitos organismos, como as plantas, as mudanças na morfologia são difíceis ou impossíveis de serem desfeitas. Por exemplo, as plantas comumente respondem às condições de luz baixa crescendo mais altas, como uma tentativa de se elevar acima das plantas vizinhas que estão produzindo sombra. Se repentinamente o ambiente se tornar ensolarado, uma planta não conseguirá se tornar mais baixa. Ainda menos reversíveis são as decisões de história de vida, como aquelas relacionadas com a ocasião da maturidade reprodutiva e à quantidade de reprodução. Após a

maturidade sexual ter sido alcançada, um organismo não consegue se tornar sexualmente imaturo, embora possa abster-se da reprodução.

As diferenças na velocidade das mudanças fenotípicas e a capacidade de reverter essas mudanças influenciam quais atributos são favorecidos pela seleção natural. Quando os ambientes flutuam rapidamente em relação à duração de vida de um indivíduo, a seleção deve favorecer os atributos comportamentais e fisiológicos plásticos, porque esses atributos frequentemente podem responder e ser revertidos rapidamente. Quando os ambientes flutuam mais lentamente, a seleção pode favorecer muito mais tipos de atributos, incluindo os morfológicos e de história de vida que são mais lentos para responder e que com frequência são muito menos reversíveis.

Muitos organismos desenvolveram adaptações à variação nos inimigos, competidores e parceiros

Muitos tipos de variações ambientais podem induzir a plasticidade fenotípica. Entre os ambientes bióticos, três dos mais bem estudados tipos de variações ambientais envolvem a ocorrência de inimigos, competidores e parceiros.

Aclimatação Mudança induzida ambientalmente na fisiologia de um indivíduo.

INIMIGOS

Como os inimigos – incluindo predadores, herbívoros, parasitas e patógenos – impõem um risco grande àqueles organismos que são parcial ou totalmente consumidos, espera-se que muitos organismos tenham desenvolvido defesas contra seus inimigos. Assim como os girinos da rã-arborícola, muitos animais aquáticos, incluindo peixes, salamandras, insetos, zooplâncton e protistas, alteram o seu crescimento e mudam sua forma em resposta aos predadores em seu ambiente. Essas mudanças podem melhorar a capacidade de uma presa de escapar, tornar a presa difícil de caber na boca do predador ou deter o consumo ao produzir espinhos afiados.

Os ciliados do gênero *Euplotes* são pequeninos protistas que vivem em lagos e riachos. Como podemos observar na Figura 4.5, esses pequeninos organismos conseguem perceber sinais químicos emitidos pelos predadores e, em algumas horas, responder ao odor dos predadores por meio do crescimento de "asas" e de diversas outras projeções que os tornam 60% maiores. Esse tamanho maior dificulta para o predador colocar os *Euplotes* na boca, de modo que o fenótipo com asas sofre menos predação. Entretanto, em virtude da considerável quantidade de energia necessária para desenvolver essas projeções, esse fenótipo demora 20% mais tempo para se desenvolver. Portanto, em um ambiente livre de predadores, a estratégia superior para o *Euplotes* é apresentar o fenótipo não alado.

Como os predadores respondem quando a presa se torna mais difícil de capturar ou consumir? Ocorre que os predadores também têm capacidades plásticas. Por exemplo, quando o ciliado predador *Lembadion* fica próximo de *Euplotes* com asas, previamente induzidos pelo predador, o *Lembadion* desenvolve um corpo maior com uma boca maior, que consegue engolfar a presa com asas. Com essa mudança, o *Lembadion* pode consumir a presa. Entretanto, após consumir a maioria das presas grandes, e restando apenas as pequenas, o *Lembadion* grande está agora mal adaptado para ingerir essas presas pequenas. Assim, o *Lembadion* grande fica com uma aptidão menor do que o *Lembadion* pequeno. Quando isso ocorre, o *Lembadion* grande consegue realizar diversas divisões celulares e se reverter novamente à condição de um fenótipo menor com uma boca menor, e assim novamente mais bem adaptado para ingerir a presa pequena.

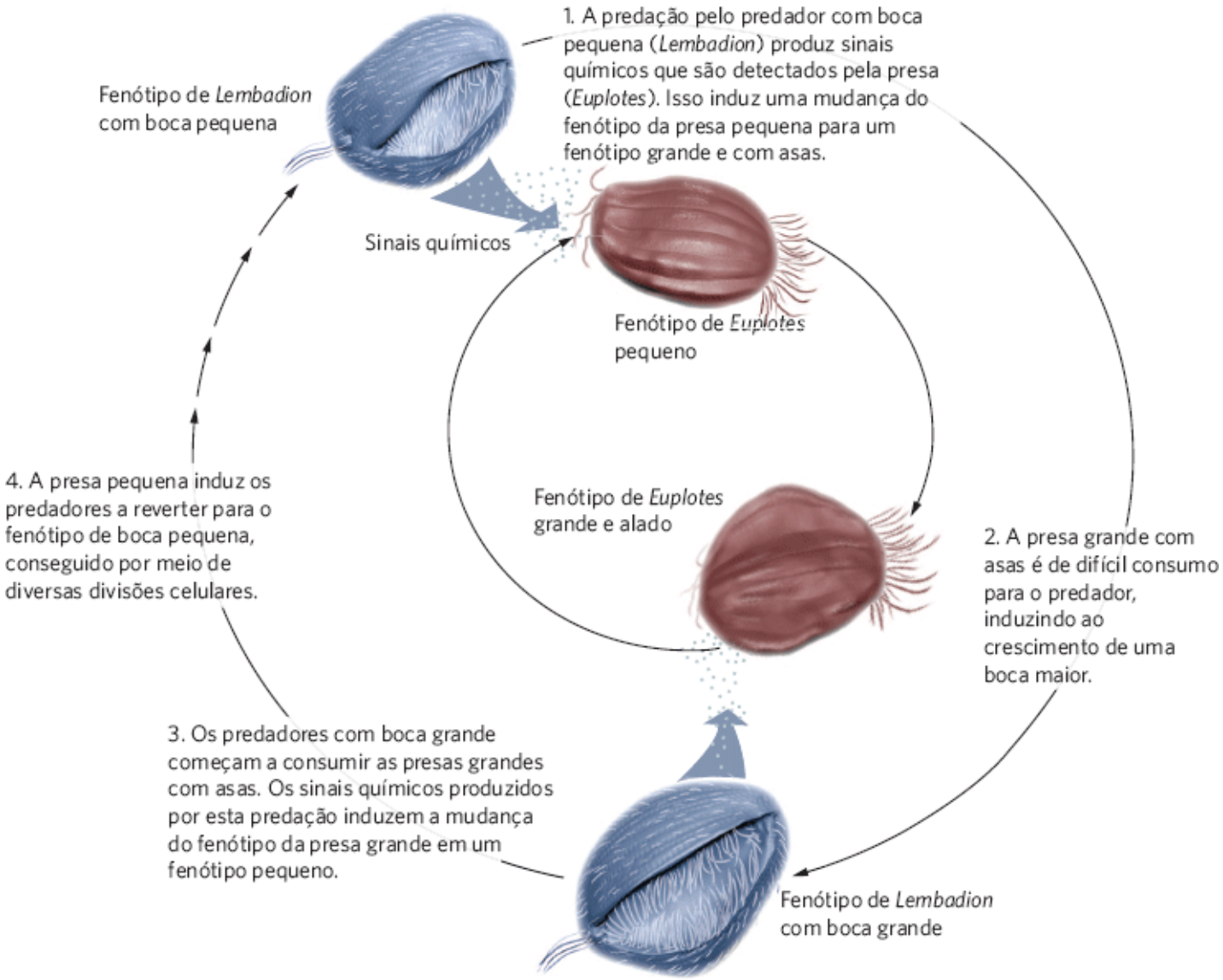


Figura 4.5 Defesas e ataques induzíveis. O ciliado *Euplotes* atua como presa para um ciliado maior, o *Lembadion*. Quando o *Euplotes* detecta o predador *Lembadion* na água por meio de sinais químicos, ele muda sua forma, de um pequeno fenótipo não induzido para um fenótipo induzido pelo predador que tem grandes "asas" e outras projeções que o tornam muito grande para caber na boca do predador. Quando o predador começa a encontrar as presas grandes e com asas, sinais mecânicos o induzem a aumentar o tamanho de sua boca. Essa boca maior consegue capturar a presa grande com asas, mas é inadequada para capturar as presas pequenas que se desenvolvem em resposta aos sinais químicos emitidos pelos predadores com bocas grandes. À medida que as presas pequenas se tornam mais abundantes, o predador *Lembadion* se divide rapidamente diversas vezes para, novamente, voltar a ter uma boca pequena. (Segundo Kuhlmann HW, Heckmann K. *Hydrobiologica* 1994;284: 219-227; Kopp M, Tollrian R. *Ecology* 2003;84: 641-651; Kopp M, Tollrian R. *Ecology Letters* 2003;6: 742-748.)

As presas também utilizam defesas comportamentais contra os predadores. Elas podem se mover para longe de áreas que contêm predadores, ou se tornarem menos ativas para evitar a detecção. Alguns animais também se agrupam em refúgios seguros contra a predação. Embora esses comportamentos normalmente reduzam o risco de predação, esse aumento da segurança tem um preço. Quando as presas se tornam menos ativas ou se reúnem em refúgios, passam menos tempo se alimentando. Além disso, o suprimento de alimentos nos refúgios aglomerados e próximo a eles pode ser esgotado rapidamente. Em consequência, as defesas comportamentais comumente ocorrem com o custo de um crescimento e desenvolvimento mais lentos, ou de uma reprodução mais lenta. Na ausência de predadores, as presas se tornam mais ativas e saem dos refúgios para buscar alimentos; essa mudança no comportamento possibilita um crescimento mais rápido.

As plantas também têm capacidade de responder à presença de organismos que as consomem. O mastruço (*Lepidium virginicum*), um membro da família da mostarda, é ingerido por diversas espécies de herbívoros, incluindo lagartas e pulgões. Conforme a Figura 4.6A mostra, quando um herbívoro mastiga as folhas do "mastruço", a planta rapidamente desenvolve pelos foliares adicionais, denominados *tricomas*, que dificultam o consumo das folhas. Ela também aumenta sua produção de *glicosinolatos*, um grupo de substâncias químicas que conferem à mostarda seu sabor forte e atuam como um inseticida natural. Se plantas anteriormente atacadas e plantas não atacadas são subsequentemente colocadas em um jardim, as plantas atacadas, que apresentam mais tricomas e mais glicosinolatos, atraem menos herbívoros e apresentam melhor sobrevivência, como mostrado na Figura 4.6B.

COMPETIÇÃO POR RECURSOS ESCASSOS

A maioria dos organismos enfrenta o desafio de recursos escassos, o que leva à competição. Entretanto, a intensidade da competição varia entre *habitats* e dentro deles. Em consequência, os organismos desenvolveram diversas estratégias fenotipicamente plásticas para alta e baixa competição. Como seria esperado, as respostas a alta competição com frequência trazem compensações fenotípicas que favorecem a evolução de respostas fenotipicamente plásticas.

A não-me-toques (*Impatients capensis*), uma planta florescente com belas flores laranja, é encontrada na maioria dos *habitats* em grande parte da América do Norte. Na natureza, ela consegue crescer em agrupamentos que são muito esparsos ou muito densos. A variação das densidades apresenta um efeito sobre a intensidade da competição entre as plantas pela luz solar. Quando a não-me-toques é sombreada por outras plantas, ela responde ao alongar seus caules, o que possibilita que a planta se torne mais alta e se eleve acima das plantas competidoras. Se a competição pela luz solar causar o mais alto crescimento da não-me-toques, podemos ponderar o motivo pelo qual a planta nem sempre cresce tão alta. Pesquisadores descobriram que as não-me-toques alongadas apresentam mais aptidão em ambientes de alta competição, enquanto as não-me-toques baixas apresentam maior aptidão em ambientes de baixa competição. Embora os pesquisadores não tenham conseguido identificar os motivos disso, está claro que os diferentes fenótipos apresentam melhor desempenho em ambientes diferentes, de modo que um fenótipo plástico é um modo eficaz para obter a alta aptidão quando a intensidade da competição varia ao longo do tempo e no espaço.

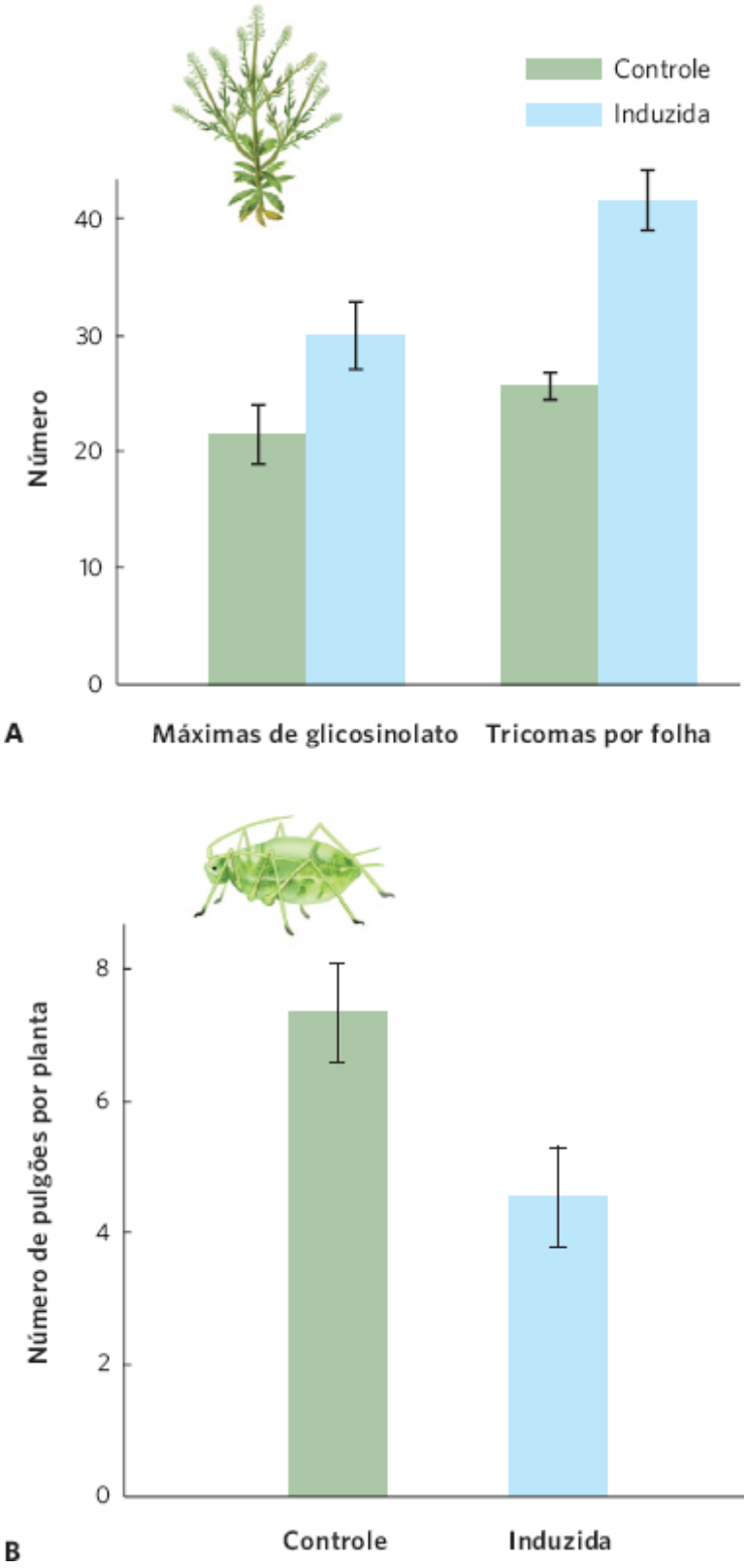


Figura 4.6 Respostas das plantas induzidas por herbívoros. **A.** O mastruço (*Lepidium virginicum*) responde aos ataques herbívoros desenvolvendo mais pelos nas folhas, os tricomas, e substâncias químicas defensivas, denominadas glicosinolatos. **B.** As plantas já atacadas por herbívoros desenvolveram mais tricomas e glicosinolatos, e apresentam menos pulgões do que as que ainda não foram atacadas. As barras de erro são erros padrão. (Conforme Agrawal A. Benefits and costs of induced plant defense for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). *Ecology* 2000;81: 1804-1813.)

Os animais também respondem à competição com diversos modos fascinantes. Por exemplo, podemos esperar que os animais passem mais tempo buscando alimentos quando estes são raros do que quando são abundantes. Entretanto, uma segunda opção é encontrar modos para extrair mais nutrientes dos alimentos que se encontram disponíveis. Uma maneira de fazer isso é alterar o tamanho do trato digestório, como observamos no exemplo das rãs-arborícolas-cinzas, que respondem à competição aumentando o comprimento de seu intestino. Quando o intestino é mais longo, o alimento passa mais tempo percorrendo-o, e o organismo consegue extrair mais nutrientes dele.

Um exemplo surpreendente de uma resposta plástica à variação na disponibilidade de alimentos pode ser observado nos tratos digestórios das cobras. A píton birmanesa, por exemplo, consegue consumir um grande roedor com 25% do seu

próprio peso corporal, mas ela só consegue encontrar esse item de presa uma vez por mês (Figura 4.7). Entre as refeições, o estômago e o intestino da cobra encolhem bastante, o que reduz o seu peso e os custos associados com o transporte. Entretanto, após o consumo de uma presa, as pítons conseguem aumentar suas células e duplicar o comprimento de seu trato digestório em apenas 24 h. Isso aumenta drasticamente a área de superfície do intestino, o que possibilita que a cobra absorva mais energia da presa digerida. A cobra também envia 10 vezes mais sangue para os intestinos para auxiliar na absorção dos nutrientes para dentro da corrente sanguínea. Para lidar com esse aumento no fluxo sanguíneo, a cobra aumenta o tamanho do seu coração em 40%, uma conquista extraordinária, considerando que isso ocorre em dois dias.

PARCEIROS

Quando os parceiros são raros, a reprodução pode ser um desafio. Considere a situação das plantas florescentes que dependem de polinizadores para entrega do pólen que contém o esperma masculino. Nessa situação, a probabilidade de ser polinizada pode ser altamente variável, o que significa que a probabilidade de encontrar um parceiro também é altamente variável. Existe uma solução para as plantas florescentes que são os **hermafroditas**, indivíduos que produzem ambos os gametas masculinos e femininos. Esses indivíduos são autocompatíveis, ou seja, são capazes de fertilizar seus ovos com seu próprio esperma. Esse processo, conhecido como autofertilização, normalmente traz junto o custo potencial da **depressão endogâmica**, na qual a prole pode apresentar redução da aptidão quando alelos deletérios são herdados do ovo e do esperma. Como a disponibilidade de parceiros pode ser muito variável e a autofertilização pode apresentar um custo significativo, o organismo deve desenvolver uma de duas opções de história de vida: esperar até encontrar um parceiro e desfrutar de uma aptidão maior, ou se autofertilizar. Em alguns casos, essa opção é feita no nível do organismo como um todo. Em outros casos, como em muitas espécies hermafroditas de plantas florescentes, a escolha é feita por cada flor. Se uma flor não for polinizada dentro de certo período, ela se autofertilizará. Embora a autofertilização possa resultar em uma aptidão mais baixa do que a reprodução com um parceiro, uma baixa aptidão é melhor do que nenhuma que o organismo obteria ao evitar a autofertilização completamente.

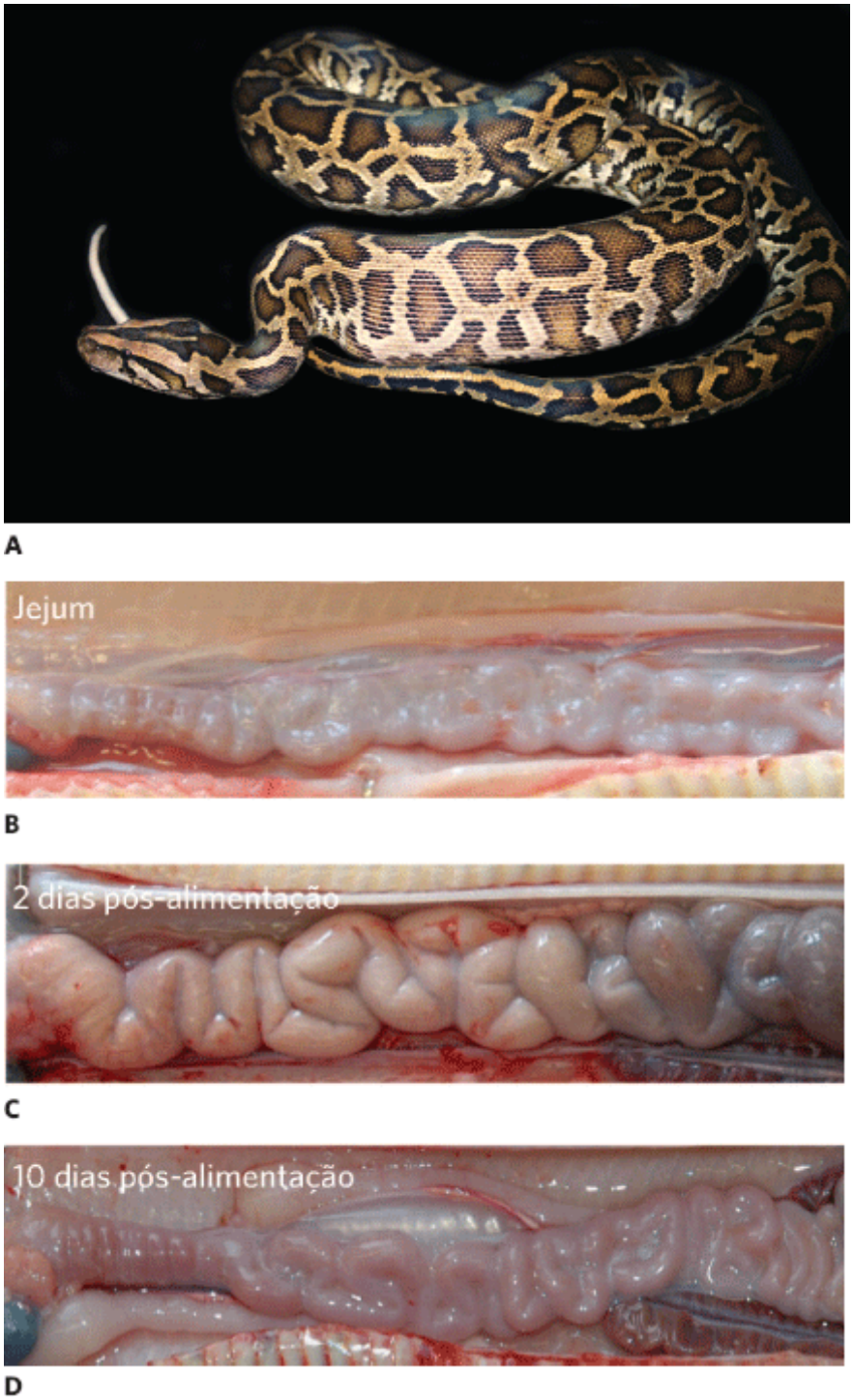


Figura 4.7 A plasticidade de uma píton. **A.** Uma píton birmanesa consegue consumir presas grandes, mas pode fazer isto apenas uma vez ao mês. **B.** Um animal em jejum apresenta um intestino encolhido. **C.** Em 2 dias após a alimentação, o intestino dobra de comprimento e aumenta de diâmetro. **D.** Dez dias depois, a digestão está completa e o intestino se encolhe novamente. (Fotografias de (A) Bryan Rourke, California State University; (B a D) Reproduzida/adaptada com permissão, *Secor S M J Exp Biol* 2008; 211: 3767-3774 © 2008 por The Company of Biologists Ltd.)

Hermafrodita Um indivíduo que produz ambos os gametas masculinos e femininos.

Depressão endogâmica Diminuição na aptidão causada por acasalamentos entre parentes próximos devido à prole herdar alelos deletérios do ovo e do esperma.

As adaptações reprodutivas à variação na disponibilidade de parceiros foram estudadas em uma diversidade de plantas e animais hermafroditas. Por exemplo, o caracol comum dos lagos (*Physa acuta*) é um hermafrodita que apresenta grande variação na densidade populacional, o que significa que também demonstra variação na disponibilidade de parceiros. Quando os possíveis parceiros são abundantes, um caracol normalmente acasalará com outro indivíduo; quando os possíveis parceiros são raros, ele consegue fertilizar seus ovos com seu próprio esperma. Em um experimento projetado para medir os efeitos da aptidão das duas estratégias alternativas, os pesquisadores associaram os caracóis a dois grupos: caracóis que viviam com parceiros, ou caracóis que viviam sem parceiros. Em seguida os pesquisadores observaram o tempo necessário para que cada grupo iniciasse a reprodução e o número total de ovos que cada grupo de caracóis ovipôs.

Conforme podemos observar na Figura 4.8A, os caracóis que viviam sem parceiros adiaram a sua reprodução por 2 semanas antes que utilizassem a estratégia alternativa de autofertilização. Como previsto, esta opção teve seu custo. Ao analisarmos a Figura 4.8B, observamos que os caracóis autofertilizados depositaram menos ovos do que os caracóis que tinham parceiros disponíveis. Entretanto, os caracóis autofertilizados obtiveram alguma aptidão, que é melhor do que decidir por renunciar à reprodução. A boa notícia para o caracol dos lagos, e para muitos outros organismos hermafroditas, é que ao desenvolver diversas estratégias, eles conseguem apresentar mais alta aptidão ao longo do tempo do que seria possível sem uma estratégia plástica.

Muitos organismos desenvolveram adaptações às condições abióticas variáveis

Observamos que a variação nas condições bióticas, incluindo os inimigos, os competidores e os parceiros pode ser muito alta. As condições abióticas — temperatura, disponibilidade de água, salinidade e oxigênio — também variam. Ao enfrentar esta variação abiótica, muitas espécies desenvolveram atributos fenotipicamente plásticos que as possibilitam melhorar sua aptidão.

TEMPERATURA

Os organismos desenvolveram uma diversidade de respostas plásticas à variação da temperatura. Como observamos no Capítulo 2, isoenzimas na truta-arco-íris possibilitam que o peixe apresente uma transmissão nervosa adequada na água fria do inverno e na água quente do verão. Na realidade, as isoenzimas são um tipo de plasticidade fenotípica com um rápido tempo de resposta, em alguns casos em questão de horas ou dias. Por exemplo, o peixe-dourado (*Carassius auratus*) pode ser mantido a 5°C ou 25°C durante alguns poucos dias e, em seguida, ser testado para determinar quão rapidamente ele consegue nadar em várias temperaturas. Como mostrado na Figura 4.9, o peixe aclimatizado a 5°C nada mais rapidamente nas temperaturas baixas, mas nada lentamente em temperaturas altas. Contrariamente, o peixe aclimatizado a 25°C nada mais rapidamente nas temperaturas quentes, e lentamente nas temperaturas baixas. Isso demonstra que o peixe-dourado consegue ajustar a sua fisiologia para manter velocidades de nado relativamente altas em diferentes temperaturas ambientais.

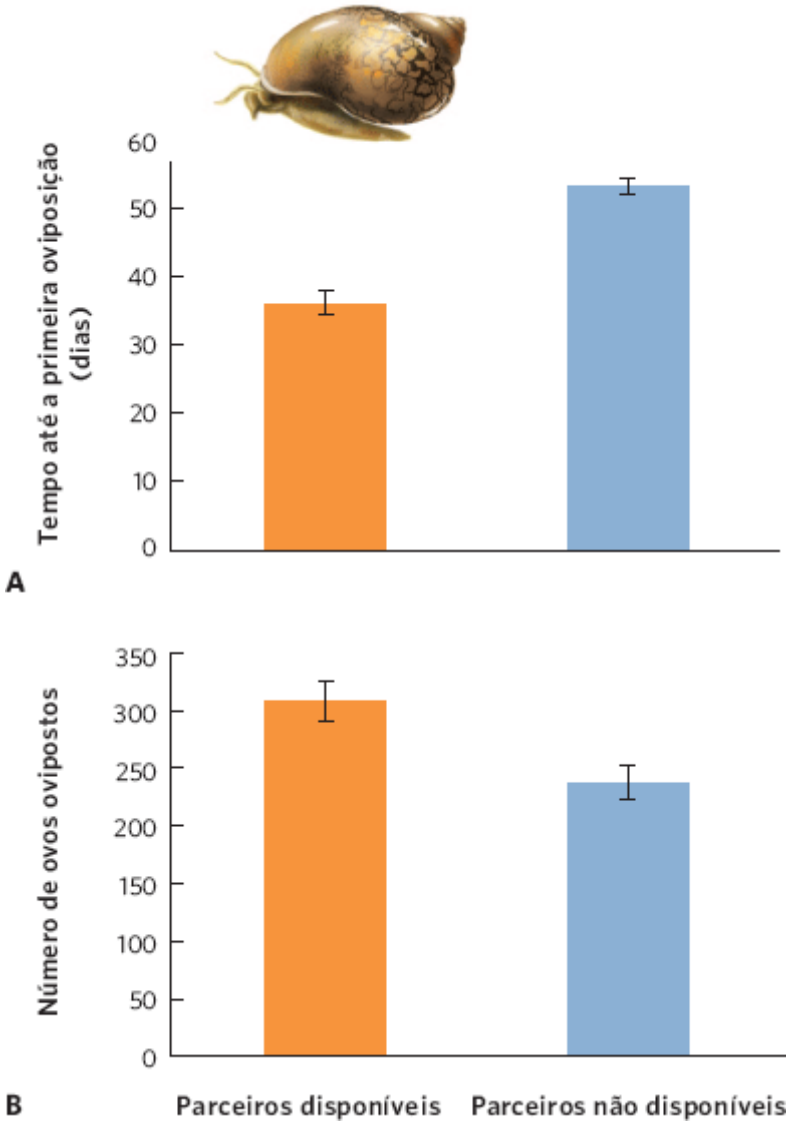


Figura 4.8 Respostas dos caracóis à variação nos parceiros. No caracol comum dos lagos, a disponibilidade de parceiros pode variar muito. **A.** Caracóis criados sem parceiros aguardam quase 2 semanas antes de autofertilizar seus ovos. **B.** Caracóis sem parceiros produzem menos filhotes em comparação aos caracóis com parceiros, mas essa estratégia é mais adaptada do que a renúncia de toda a reprodução. As barras de erro são os erros padrão. (Conforme Tsitrone A *et al*. Delayed selfing and resource reallocations in relation to mate availability in the freshwater snail *Physa acuta*. *American Naturalist* 2003;162: 474-488.)

Muitos animais respondem às mudanças de temperaturas deslocando-se para *habitats* com temperaturas mais favoráveis. As aves migratórias apresentam um exemplo extremo; elas voam todos os outonos até latitudes mais quentes. Nem todos os animais percorrem uma longa distância. Alguns se movem até um local específico em um *habitat*, denominado ***micro-habitat***, que contém condições abióticas mais favoráveis.

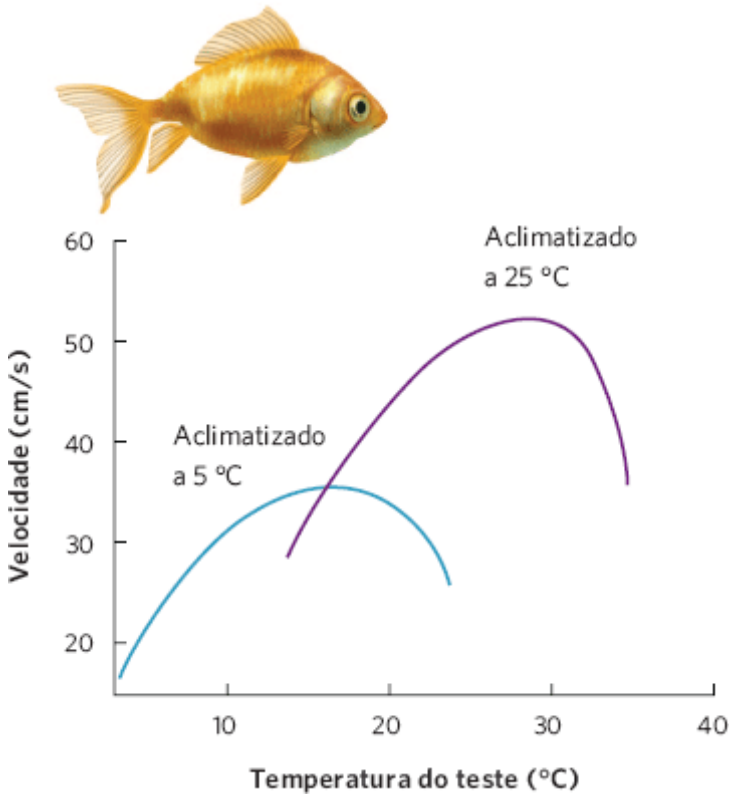


Figura 4.9 Aclimatização a diferentes temperaturas. O peixe-dourado criado em baixas temperaturas nada mais rapidamente na água fria e mais lentamente na água mais quente. Os indivíduos criados em altas temperaturas nadam mais rapidamente na água mais quente do que na água fria. (Conforme Fry FEJ, Hart JS. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. *J Fish Res Bd Con* 1948;7: 169-174.)

A utilização de *micro-habitats* pode ser ilustrada por meio do ciclo do comportamento diário da iguana-do-deserto (*Dipsosaurus dorsalis*), mostrado na Figura 4.10. Embora a iguana-do-deserto não consiga regular sua temperatura ao produzir calor metabolicamente, ela é capaz de obter vantagens de *micro-habitats* ensolarados e sombreados para alterar a sua temperatura. A iguana prefere um intervalo de temperatura de 39 °C a 43 °C. No sudoeste dos EUA, a temperatura do ar pode alcançar 45 °C. À medida que a temperatura sobe durante o dia, o lagarto primeiramente se movimenta até a sombra das plantas ou das rochas e em seguida até uma toca mais fria no subsolo. Se as temperaturas começam a esfriar, a iguana pode se movimentar para fora de sua toca e se expor ao sol para elevar sua temperatura até seu intervalo de preferência. A plasticidade comportamental possibilita que a iguana permaneça dentro da sua variação de temperatura preferida durante a maior parte do dia. De fato, a plasticidade do comportamento da iguana possibilita a homeostase na sua temperatura corporal.

Micro-habitat Um local específico dentro de um *habitat* que tipicamente difere nas condições ambientais de outras partes do *habitat*.

Figura 4.10 Seleção de *micro-habitats*. A iguana-do-deserto regula sua temperatura corporal ao selecionar micro-*habitats* que contenham condições abióticas favoráveis. Quando o lagarto está frio, ele pode expor-se ao sol para aumentar a sua temperatura interna. À medida que a temperatura se torna quente durante o dia, o lagarto pode buscar sombra ou se movimentar para dentro de uma toca para reduzir a sua temperatura.

DISPONIBILIDADE DE ÁGUA

Quando enfrenta alterações na disponibilidade de água, a maioria dos animais pode se movimentar entre diferentes *micro-habitats*. Entretanto, as plantas tipicamente estão enraizadas em um único local e, portanto, enfrentam um tremendo desafio para localizar a água. Como resultado, as plantas apresentam uma diversidade de adaptações fenotipicamente plásticas para lidar com a variabilidade da água. O fechamento dos estômatos é uma das adaptações mais comuns. Como observamos no Capítulo 3, quando há plenitude de água, as células-guarda nas folhas de uma planta abrem e ocorre a transpiração por meio dos estômatos. Entretanto, esse processo causa perda de água. Quando a água é escassa, essas células mudam de formato e os estômatos se fecham para conservar a água. Desse modo, a planta pode transpirar quando a água for abundante, mas interromper a transpiração quando há baixo fornecimento de água.

Algumas estratégias de crescimento das plantas em resposta à falta de água são ainda mais dramáticas. Por exemplo, as plantas que vivem nas dunas costeiras na Europa comumente sofrem com a seca, porque a água drena rapidamente por meio do substrato arenoso. Três plantas comuns dessas dunas costeiras – erva-pichoneira (*Corynephorus canescens*), pilosela (*Hieracium pilosella*) e carriço-da-areia (*Carx arenaria*) – mostram como as plantas ajustam suas alocações relativas de energia e os materiais para o crescimento de raízes ou brotos. Para demonstrar esse fenômeno, pesquisadores cultivaram cada uma das três plantas sob condições de água abundante *versus* escassa. Após 5 meses de cultivo, os pesquisadores mediram a proporção do crescimento das raízes e do crescimento dos brotos. A Figura 4.11 mostra o resultado. Quando a água era abundante, as plantas dedicaram mais energia para o crescimento dos brotos, que atuam primariamente para fotossintetizar. Quando a água era escassa, as plantas dedicaram mais energia para o crescimento das raízes, que expandiram sua capacidade de capturar o pouco de água que se encontrava disponível. Como estas plantas experimentam a variação na disponibilidade da água, fica claro que nenhuma estratégia de alocação única seria tão benéfica quanto a estratégia fenotipicamente plástica que elas exibem.

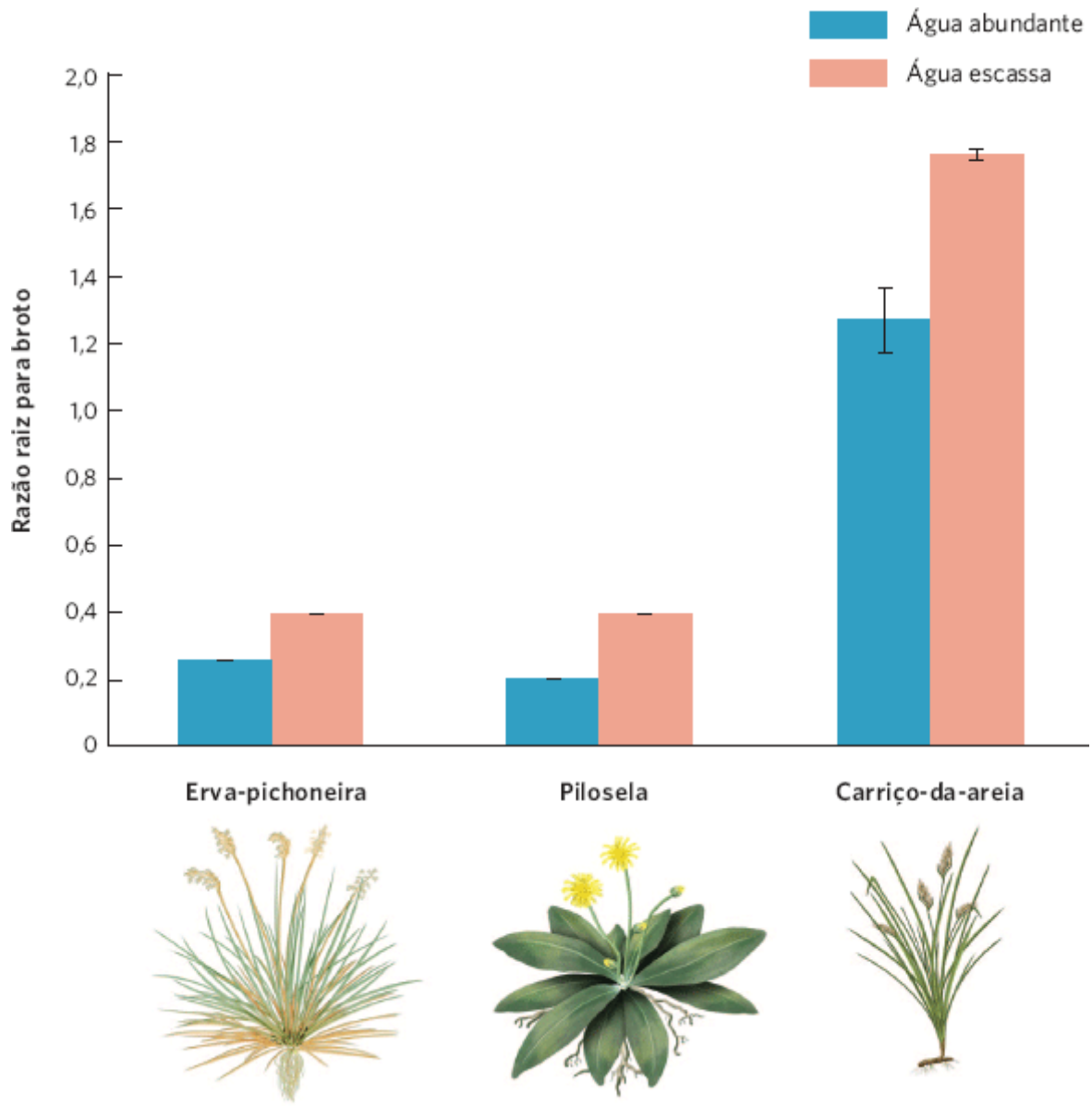


Figura 4.11 Plasticidade morfológica em resposta à água. As plantas que vivem sob condições de água escassa apresentam uma proporção mais alta de raízes e brotos. Ao dedicar mais crescimento para as raízes do que para os brotos, essas plantas conseguem obter melhor a água quando ela é escassa. As barras de erro são os erros padrão. (Conforme Weigelt A *et al.* Competition among three dune species: The impact of water availability on below-ground processes. *Plant Ecology* 2005;176: 57-68.)

SALINIDADE

No Capítulo 2, aprendemos que organismos de água doce e de água salgada desenvolveram diversas adaptações para lidar com seus ambientes aquáticos. Entretanto, alguns organismos vivem em ambientes aquáticos caracterizados por concentrações de solutos que flutuam amplamente ao longo de curtos períodos. Para sobreviver, esses organismos devem apresentar a capacidade de realizar rápidos ajustes fisiológicos. Por exemplo, o copépode *Tigriopus* vive ao longo das costas rochosas do Pacífico em poças que recebem água marinha do borrifo de ondas altas de modo não frequente (Figura 4.12). À medida que as poças evaporam, a concentração de sal aumenta até níveis altos, mas uma chuva forte pode reduzir a concentração de sal – uma rápida reversão das condições ambientais para o copépode.

Assim como os tubarões e as raias, o *Tigriopus* administra seu equilíbrio hídrico por meio da alteração do potencial osmótico de seus líquidos corporais. Quando a concentração de sal em uma poça é alta, os indivíduos sintetizam grandes quantidades de determinados aminoácidos, como alanina e prolina. Essas pequenas moléculas aumentam o potencial osmótico dos líquidos corporais para corresponder àquele do ambiente sem as consequências fisiológicas deletérias que advêm dos altos níveis de sais ou ureia. Entretanto, essa resposta ao excesso de sais no ambiente é de alto custo em termos da energia que consomem. Quando os *Tigriopus* individuais são transferidos da água marinha a 50% para a água marinha a 100%, a frequência respiratória dos copépodes inicialmente declina, em virtude do estresse do sal, e em seguida aumenta à medida que eles sintetizam alanina e prolina para restaurar seu equilíbrio hídrico. Quando transferidos da água marinha a 100% novamente para a água marinha a 50%, a frequência respiratória dos copépodes aumenta imediatamente à medida que eles rapidamente degradam e metabolizam o excesso de aminoácidos livres para reduzir a sua diferença osmótica, de modo que esteja mais de acordo com o seu novo ambiente.

OXIGÊNIO

Se você já esteve em um local em uma alta elevação, provavelmente sentiu o desafio da baixa pressão de oxigênio. À medida que você continua a subir acima do nível do mar, a pressão atmosférica cai, o que reduz a quantidade de oxigênio disponível. A milhares de metros acima do nível do mar, a respiração se torna difícil e a atividade física é muito árdua. Os animais que percorrem as montanhas acima e abaixo como parte das suas movimentações diárias ou sazonais, como por exemplo as lhamas da América do Sul, são capazes de ajustar sua fisiologia a esta variação na concentração de oxigênio. De modo similar, montanhistas que enfrentam o Monte Everest sofrem o desafio do oxigênio extremo, em relação ao qual seus corpos conseguem se ajustar apenas parcialmente. Em seu pico, a montanha encontra-se a 8.848 m de altitude e a pressão de oxigênio é apenas um terço daquela encontrada ao nível do mar. Para se aclimatar às condições de baixo teor de oxigênio, os alpinistas param periodicamente durante vários dias ao longo do caminho. As alterações iniciais incluem a respiração mais rápida e aumento da frequência cardíaca. Após 1 ou 2 semanas, alterações adicionais melhoram a capacidade do corpo de transportar o oxigênio, incluindo aumento no número de eritrócitos e na concentração de hemoglobina nos eritrócitos. Nas altitudes mais altas, onde raramente os seres humanos passam muito tempo, o corpo não é capaz de se ajustar totalmente a essas concentrações baixas de oxigênio; isso tem contribuído para as mortes de muitos alpinistas de alta montanha. Quando posteriormente os alpinistas retornam às baixas altitudes, suas alterações fisiológicas são revertidas lentamente até seu estado original.

A B

Figura 4.12 Adaptações aos ambientes com flutuação de sal. **A.** Poças de água nas costas rochosas de La Jolla Cove em San Diego, Califórnia, são preenchidas por uma mistura de água da chuva e água marinha das ondas. A evaporação pode causar altas concentrações de sais e outros solutos. **B.** O pequeno copépode *Tigriopus*, mostrado aqui carregando ovos, é capaz de lidar com as concentrações de solutos amplamente flutuantes em seu ambiente ao ajustar suas concentrações de soluto por meio da produção de aminoácidos. (Fotografias por (A) Peter Bennett/Ambient Images; (B) Morgan Kelly.)

Migração, armazenamento e dormência são estratégias para sobreviver às variações ambientais extremas

Em muitas partes do mundo, extremos de temperatura, seca, escuridão e outras condições adversas são tão severos que os indivíduos não conseguem mudar o suficiente para manter suas atividades normais, ou a alteração necessária não valeria o custo. Sob essas condições, os organismos recorrem a diversas respostas fenotipicamente plásticas extremas. Estas incluem migração, armazenamento e dormência.

MIGRAÇÃO

A migração é o deslocamento sazonal dos animais de uma região para outra. Nesse caso, o fenótipo é o comportamento da vida em um local em particular e a plasticidade é demonstrada no ato da migração, que possibilita que o animal expresse os fenótipos alternativos de viver em múltiplos locais. A cada outono, centenas de espécies de aves terrestres deixam a Europa, a América do Norte e a Ásia temperadas em direção ao sul, antecipando-se ao tempo frio do inverno e à diminuição dos suprimentos de alimentos. No leste da África, muitos grandes herbívoros, como os gnus (*Connochaetes taurinus*), migram por longas distâncias, seguindo o padrão geográfico das precipitações atmosféricas sazonais e da vegetação fresca. Alguns insetos também migram. As borboletas-monarcas oferecem um exemplo fascinante da migração de insetos, como mostrado na Figura 4.13. As borboletas adultas que vivem no norte dos EUA e no sul do Canadá migram até áreas onde passam o inverno no sul dos EUA e no México. Aqui, elas hibernam durante o inverno e em seguida começam a voltar para o norte. Na sua trajetória para o norte, elas acasalam e produzem uma segunda geração de borboletas que completa a migração de volta para as áreas de acasalamento no verão. Em todos os casos, a decisão de migrar é um comportamento plástico em resposta às mudanças ambientais. Para esses animais, a migração é uma estratégia melhor do que permanecer em qualquer local durante todo o ano.

Figura 4.13 Migração. As populações de borboletas-monarcas seguem uma diversidade de rotas migratórias, a partir de suas áreas onde passam o inverno no sul dos EUA e no México até regiões mais ao norte, onde passam o verão. (Fotografia de Richard Ellis/The Image Bank/Getty Images.)

Alguns movimentos migratórios ocorrem em resposta às reduções nos suprimentos locais de alimentos. Por exemplo, a migração dos gafanhotos ocorre quando os insetos deixam uma área onde há uma grande população e um suprimento de alimentos deplecionado. As migrações podem alcançar proporções imensas e causar danos extensivos em plantações ao longo de grandes áreas. Esse comportamento migratório nos gafanhotos é o resultado de diversas mudanças comportamentais. Em populações esparsas, os gafanhotos adultos são solitários e sedentários. Entretanto, em populações densas, o contato frequente com outros gafanhotos estimula os indivíduos jovens a desenvolverem um comportamento gregário e altamente móvel, que pode aumentar até a migração em massa.

ARMAZENAMENTO

Onde a variação ambiental muda o suprimento de alimentos desde um banquete até a inanição e a migração não é uma possibilidade, o armazenamento de recursos pode ser uma estratégia adaptativa. Por exemplo, durante períodos raramente chuvosos, os cactos do deserto aumentam de volume com a água armazenada em seus caules suculentos, como discutido no Capítulo 3. Em *habitats* que queimam frequentemente – como no chaparral do sul da Califórnia – as plantas perenes

armazenam reservas de alimentos em coroas de raízes resistentes ao fogo, mostradas na Figura 4.14. As coroas de raízes sobreviventes induzem o crescimento de novos brotos logo após o fim de um incêndio.

Muitos animais de climas temperados e do Ártico acumulam gordura durante o tempo ameno como uma reserva de energia para os períodos de tempo mais rigoroso, quando a neve e o gelo tornam os alimentos inacessíveis. Entretanto, as reservas de gordura podem tornar um animal mais lento e menos ágil e, portanto, com maior probabilidade de ser capturado por predadores. Um modo de evitar esse problema é armazenar o alimento antes de consumi-lo. Alguns mamíferos e aves que são ativos durante o inverno – por exemplo, castores, esquilos, pika-americana, pica-paus, e os corvídeos – escondem os suprimentos de alimentos no subsolo ou sob as cascas de árvores para recuperar mais tarde. Essas provisões podem ser suficientemente grandes para manter os indivíduos durante longos períodos.

DORMÊNCIA

Os ambientes por vezes se tornam tão frios, secos ou esgotados em nutrientes que os organismos não conseguem mais funcionar normalmente. Algumas espécies que não migram desenvolveram uma estratégia de **dormência**, uma condição na qual reduzem drasticamente seus processos metabólicos. Uma das maneiras mais óbvias de dormência ocorre quando muitas árvores de climas temperados e do Ártico descartam suas folhas no outono, antes do início das noites geladas e longas do inverno. De modo similar, muitas árvores tropicais e subtropicais perdem suas folhas durante períodos sazonais de seca. As sementes de plantas e os esporos de bactérias e fungos também exibem dormência. De fato, existem muitos casos nos quais os pesquisadores obtiveram brotos de sementes recuperadas de escavações arqueológicas nas quais as sementes se encontravam dormentes há centenas de anos. Existem quatro tipos de dormência: *diapausa, hibernação, torpor* e *estivação*.

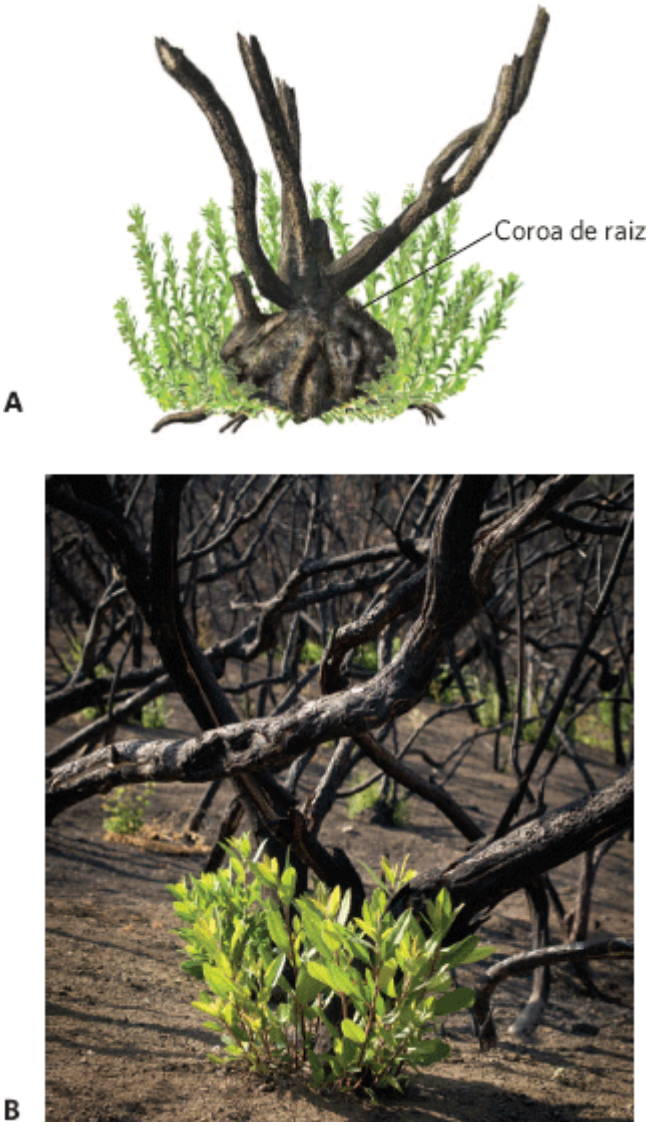


Figura 4.14 Armazenamento de energia. A. Algumas espécies de plantas, incluindo uma conhecida como “camas-da-morte” em virtude das substâncias químicas que produz, têm coroas de raízes que são resistentes ao fogo e que armazenam grandes quantidades de energia. **B.** Essa energia armazenada pode ser utilizada pela planta para o rápido rebrotamento após uma queimada. Quando o fogo queima uma área, como este local na Floresta Nacional de Angeles, na Califórnia, a planta consegue rebrotar rapidamente. (Fotografia de Rob Sheppard/DanitaDelimont.com.)

Na maioria das espécies, a piora das condições ambientais é antecipada e os indivíduos passam por várias alterações fisiológicas que os preparam para um desligamento fisiológico parcial ou completo. A **diapausa** é um tipo de dormência comum em insetos em resposta a condições ambientais desfavoráveis. Por exemplo, à medida que o inverno se aproxima, os insetos diminuem o seu metabolismo até níveis quase indetectáveis. Ao fazer isso, os insetos precisam reduzir a quantidade de água em seus corpos, ou ligar quimicamente a água em seus corpos para evitar o congelamento. De modo similar, os insetos que enfrentam condições de seca podem entrar em uma diapausa no verão se desidratando. Eles toleram a condição de dessecação de seus corpos, ou secretam uma cobertura exterior impermeável para evitar o ressecamento adicional.

Dormência Uma condição na qual os organismos reduzem drasticamente seus processos metabólicos.

Diapausa Um tipo de dormência em insetos que está associada a um período de condições ambientais desfavoráveis.

Durante a **hibernação**, um tipo menos extremo de dormência ocorre em mamíferos: os animais diminuem os custos energéticos do estado de atividade por meio da redução da sua frequência cardíaca e da diminuição da sua temperatura corporal. Muitos mamíferos, incluindo esquilos terrestres e morcegos, hibernam durante as estações nas quais não conseguem encontrar alimentos (Figura 4.15). Antes da hibernação, o animal consome uma quantidade suficiente de alimentos para produzir uma espessa camada de gordura, que fornece a energia necessária para sobreviver ao período de hibernação sem comer.

Alguns tipos de dormência ocorrem ao longo de curtos períodos de tempo para lidar com as temperaturas frias. Nas baixas temperaturas do ar, algumas aves e mamíferos não são capazes de manter uma temperatura corporal alta, para isso, seria necessário que o animal queimasse sua energia armazenada mais rapidamente do que conseguiria consumir e digerir os alimentos necessários para repor a energia perdida na geração do calor corporal. Nessa situação, o animal pode entrar em um breve período de dormência, conhecido como **torpor**, durante o qual o animal reduz sua atividade e sua temperatura corporal diminui. Durante o torpor, a redução da atividade e da temperatura corporal auxiliam na conservação da energia. O torpor pode durar tão pouco quanto algumas poucas horas, ou se estender durante alguns poucos dias, e é uma condição voluntária e reversível.

Muitas pequenas aves e muitos pequenos mamíferos utilizam o torpor. Os beija-flores, um grupo de pequenas aves com comprimentos corporais de 7,5 a 13 cm, fornecem um bom exemplo. Essas pequenas aves têm uma alta razão de superfície para volume. Isso causa rápida perda de calor através da superfície corporal em relação ao volume do corpo que pode produzir calor. À medida que a temperatura do ar diminui, os beija-flores devem metabolizar quantidades crescentes de energia para manter uma temperatura corporal em repouso próxima dos 40°C. A Figura 4.16 mostra a relação entre a temperatura do ar e as necessidades energéticas para o beija-flor das Índias Ocidentais (*Eulampis jugularis*), com sua taxa metabólica medida como a quantidade de oxigênio consumida à medida que ele converte sua energia armazenada em calor corporal. Quando a ave entra em torpor, ela reduz a sua temperatura corporal de repouso em 18°C a 20°C. Se a temperatura do ar diminui até 20°C, o torpor possibilita que a ave deixe de queimar energia adicional para produzir calor corporal e, assim, conservar suas reservas energéticas. O torpor não significa que o animal deixa de regular a sua temperatura corporal; ele meramente altera o ponto de ajuste em seu termostato para reduzir a diferença entre a temperatura ambiente e a corporal e, assim, reduzir o gasto energético necessário para manter sua temperatura no ponto de ajuste.

Figura 4.15 Hibernação. Alguns mamíferos, como este esquilo, passam o inverno em um sono profundo. Durante esse período, sua respiração e frequência cardíaca diminuem e sua temperatura é reduzida até próximo de 0°C para auxiliar na conservação de energia durante o inverno. (Fotografia de Leonard Lee Rue III/Getty Images.)

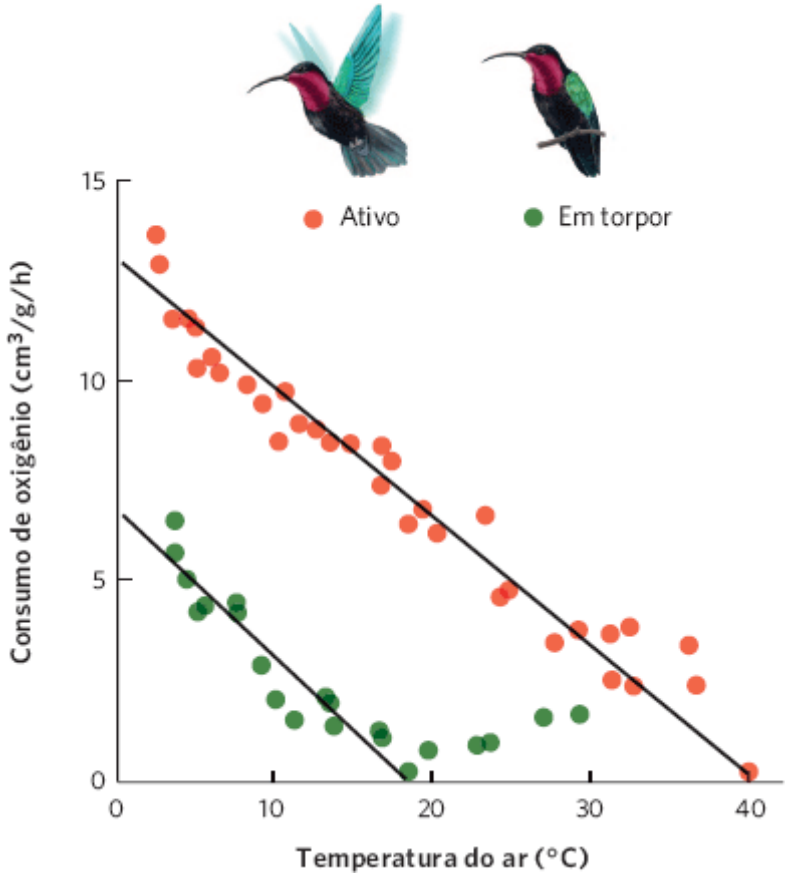


Figura 4.16 Torpor. O pequeno beija-flor das Índias Ocidentais tem uma alta razão superfície para volume, fazendo com que perca muito do calor que produz durante os períodos de temperaturas baixas do ar. Para economizar a energia, medida como a quantidade de energia consumida para abastecer o metabolismo de seus alimentos, a ave entra em torpor quando se encontra em repouso à noite. (Dados deHainsworth FR, Wolf LL. Regulation of oxygen consumption and body temperature during torpor in a hummingbird, *Eulampis jugularis*. *Science* 1970;168: 368-369.)

Hibernação Um tipo de dormência que ocorre em mamíferos, na qual os indivíduos diminuem os custos energéticos do estado de atividade reduzindo sua frequência cardíaca e temperatura corporal.

Torpor Um breve período de dormência que ocorre em aves e mamíferos, no qual os indivíduos reduzem a sua atividade e a sua temperatura corporal.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Correlações

No exemplo do beija-flor, observamos que à medida que a temperatura do ar diminuiu, o consumo de oxigênio por parte da ave aumentou (Figura 4.16). Esse é um exemplo de uma *correlação* estatística. A **correlação** é a descrição de como uma variável muda em relação a outra. Por exemplo, no início deste capítulo, observamos que quando os girinos enfrentaram predadores mais perigosos, eles exibiram mudanças fenotípicas maiores. De modo similar, em nossa discussão sobre a variação ambiental, observamos que o tamanho da área afetada por um evento como tornados ou furacões estava correlacionado com a duração do evento (Figura 4.3).

Duas variáveis podem estar relacionadas entre si de vários modos, mostrados nos gráficos a seguir. Uma *correlação positiva* (**A**) indica que à medida que uma variável aumenta em valor, a segunda variável também aumenta. Uma *correlação negativa* (**B**) indica que à medida que uma variável aumenta em valor, a segunda variável diminui. Esses aumentos ou reduções podem ser lineares, significando que os dados caem sobre uma linha reta, como mostrado no exemplo. Eles também podem ser curvilíneos, como mostrado em (**C**) e (**D**), significando que seguem uma linha curva.

As correlações não nos dizem nada a respeito da causa. Por exemplo, a correlação positiva entre a variável A e a variável B no painel (**A**) pode ocorrer porque uma mudança na variável A causa mudança na variável B. Mas também pode ser que uma mudança na variável B cause uma mudança na variável A. Alternativamente, uma terceira variável não medida pode causar a alteração de ambas, A e B.

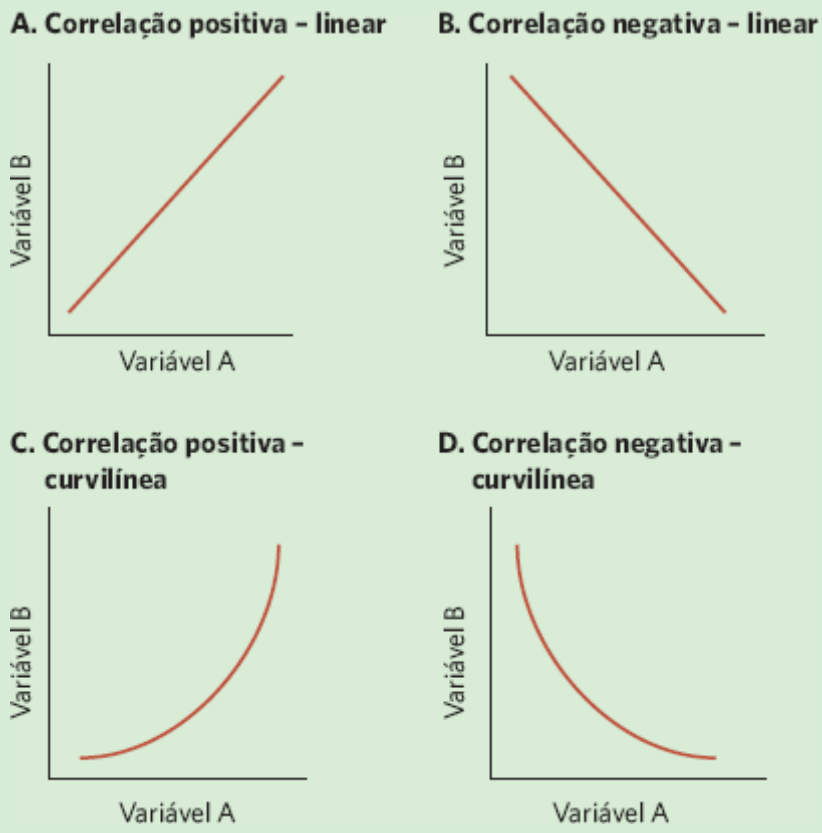
Considere o caso das pessoas que escalam o Monte Everest. À medida que uma pessoa sobe a montanha durante várias semanas, a temperatura diminui continuamente e a eficiência do alpinista em obter o oxigênio do ar aumenta. Essa é uma correlação, mas não uma causa. As temperaturas mais baixas não fazem uma

pessoa obter oxigênio de um modo mais eficiente. Sabemos que uma terceira variável, o declínio da pressão do oxigênio nas altas altitudes, é a causa real do aumento da eficiência na obtenção do oxigênio do ar.

EXERCÍCIO Em relação ao seguinte conjunto de dados, construa um gráfico que demonstre a relação entre o número de predadores em um laguinho e o nível de atividade dos girinos da rã-arborícola-cinza (*i. e.*, a proporção do tempo gasto para se mover). Após construir o gráfico, determine (a) se ela é uma correlação positiva ou negativa e (b) se ela é linear ou curvilínea.

NÚMERO DE PREDADORES	NÍVEL DE ATIVIDADE
0	40
1	20
2	10
3	5
4	3

Correlação Uma descrição estatística de como uma variável muda em relação a outra.



Correlações. A. Quando um aumento em uma variável está associado a um aumento linear em outra variável, ela é uma correção linear positiva. **B.** Quando um aumento em uma variável está associado a uma diminuição linear em outra variável, ela é uma correlação linear negativa. As correlações também podem ser positivas e curvilíneas (**C**), ou negativas e curvilíneas (**D**).

Um quarto tipo de dormência é a **estivação**, que é a diminuição dos processos metabólicos durante o verão em resposta a condições quentes ou secas. Animais que realizam a estivação muito conhecidos incluem caracóis, tartarugas do deserto e crocodilos.

Seja qual for o mecanismo por meio do qual ela ocorre, a dormência reduz a troca entre os organismos e seus ambientes, possibilitando que os animais e as plantas sobrevivam em condições desfavoráveis.

ADAPTAÇÕES PARA EVITAR O CONGELAMENTO

No Capítulo 2 discutimos as adaptações que alguns animais aquáticos apresentam para evitar os efeitos prejudiciais que o congelamento pode causar em seus tecidos. De modo similar, alguns animais terrestres sobrevivem no tempo muito frio sobre a terra por meio da utilização de adaptações especiais, incluindo a produção de substâncias químicas anticongelantes que evitam ou controlam a formação dos cristais de gelo. Por exemplo, nos climas frios do norte, muitos insetos passam o inverno vivendo logo abaixo da casca das árvores que ajudam a isolar os insetos em algum grau, mas eles ainda sofrem com as temperaturas abaixo do ponto de congelamento da água. De modo similar, muitas espécies de anfíbios passam o inverno enterradas a uma curta distância abaixo da superfície do solo. Essa localização expõe os anfíbios a temperaturas inferiores à do congelamento. Esses animais conseguem congelar no subsolo em um estado que necessita de muito pouca atividade metabólica (Figura 4.17). Duas estratégias – a utilização de anticongelantes e a formação de cristais de gelo entre as células, em vez de dentro delas – auxiliam os insetos e os anfíbios a evitar danos aos tecidos e são elemento importante na dormência de muitas espécies durante o tempo frio. À medida que as temperaturas aquecem na primavera, os animais descongelam lentamente e retomam as suas atividades normais.

A migração, o armazenamento e a dormência representam estratégias fenotipicamente plásticas que possibilitam que os organismos lidem com as mudanças extremas do ambiente. Essa flexibilidade comportamental e fisiológica proporciona uma vantagem seletiva significativa.

A variação na qualidade e na quantidade dos alimentos é a base da teoria do forrageamento ótimo

Como discutimos anteriormente neste capítulo, o comportamento animal é um tipo de plasticidade fenotípica e, portanto, pode ser considerado sob a mesma estrutura conceitual. O forrageamento é um dos muitos comportamentos importantes para os animais e um grande esforço de pesquisa foi feito sobre como os animais buscam os alimentos e devem selecionar dentre as diversas escolhas. Como a abundância de itens alimentares varia ao longo do espaço e no tempo, nenhuma estratégia de alimentação única consegue maximizar a aptidão de um animal. Portanto, as decisões sobre a alimentação representam um comportamento fenotipicamente plástico, porque diferentes estratégias de alimentação representam fenótipos comportamentais diferentes. Esses fenótipos são induzidos por sinais ambientais específicos e cada comportamento de alimentação alternativo está bem adaptado para um ambiente em particular, mas não está bem adaptado para outros ambientes. Portanto, os fenótipos comportamentais alternativos apresentam compensações de aptidão.

Estivação A diminuição dos processos metabólicos durante o verão em resposta a condições quentes ou secas.

Figura 4.17 Congelamento. Muitas espécies de rãs, como esta rã-arborícola-cinza, podem tornar-se dormentes durante os meses frios do inverno e em seguida descongelar quando chega a primavera. Por meio da produção de anticongelantes e da formação

de cristais de gelo entre as suas células, em vez de dentro delas, as rãs conseguem reduzir drasticamente a sua atividade metabólica durante o inverno. (Fotografia de K. B. Storey, Carleton University.)

Os animais devem determinar onde forragear, por quanto tempo devem se alimentar em uma determinada mancha de *habitat*, e quais tipos de alimentos devem ingerir. Os ecólogos avaliam as decisões de forrageamento estimando os custos e os benefícios da alimentação em situações ambientais específicas. Em seguida comparam essas estimativas às observações dos animais forrageadores para verificar qual estratégia proporciona a mais alta aptidão. Embora fosse ideal medir os custos e benefícios em termos da sobrevivência e reprodução, esses componentes da aptidão evolutiva podem ser de difícil medição. Consequentemente, os ecólogos normalmente procuram por fatores correlacionados com a aptidão, como a eficiência do forrageamento. Isso tem como base a premissa de que os animais capazes de coletar mais alimentos em menos tempo devem obter mais sucesso na sobrevivência e na reprodução.

Os animais apresentam quatro respostas à variação nos alimentos no espaço e no tempo: *forrageamento de local central, forrageamento sensível a riscos, composição alimentar ótima* e *dieta mista*.

FORRAGEAMENTO DE LOCAL CENTRAL

Quando as aves alimentam seus filhotes em um ninho, eles estão ligados a um único local, enquanto os pais estão livres para procurar pelos alimentos a uma distância. Essa situação é conhecida como **forrageamento de local central** porque os alimentos adquiridos são trazidos até um local central, como um ninho com filhotes. À medida que os genitores se afastam do ninho, eles encontram uma grande quantidade de possíveis fontes de alimentos. Entretanto, percorrer uma distância mais longa aumenta o tempo, os custos energéticos e a exposição aos riscos. O animal deve escolher a quantidade de tempo despendida com a obtenção dos alimentos antes de retornar ao ninho, bem como quanto alimento trazer de volta a cada viagem.

Pesquisadores utilizaram essas escolhas para investigar o comportamento de alimentação dos estorninhos europeus (*Sturnus vulgaris*). Durante o verão, os estorninhos tipicamente forrageiam sobre gramados e pastos em busca de larvas de tipulídeas (em inglês, *craneflies*), denominadas "casacos-de-couro" (em inglês, *leatherjackets*). Os estorninhos se alimentam introduzindo seus bicos dentro do solo macio e sacudindo para expor as presas. Quando estão obtendo alimentos para seus filhotes, eles mantêm as "casacos-de-couro" capturadas na base do seu bico. Pesquisadores previram que à medida que um estorninho continuasse a capturar mais "casacos-de-couro" e a mantê-las em seu bico, se tornaria mais difícil capturar as próximas. Isso é análogo à compra de itens em uma mercearia sem um carrinho ou uma cesta; quanto mais itens você segura, mas difícil fica adicionar outro item. Como resultado, o número de presas capturadas pelos estorninhos deveria diminuir ao longo do tempo. Como pode ser observado na Figura 4.18, a previsão foi amparada pelos dados. A forma da curva mostra que a taxa de obtenção de comida aumenta inicialmente rápido, e em seguida, à medida que o estorninho enche o seu bico, ela começa a diminuir. Dizemos que os estorninhos apresentam benefícios decrescentes com o tempo.

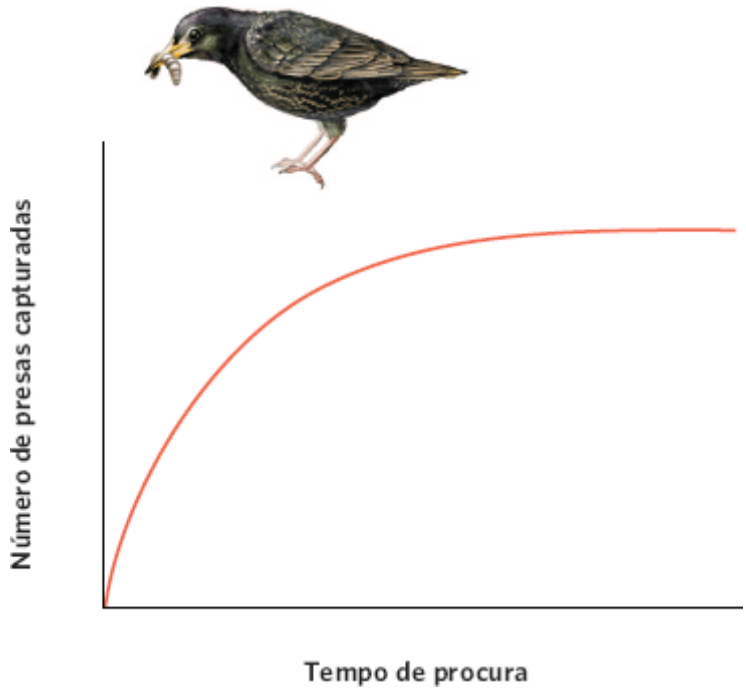


Figura 4.18 Benefícios decrescentes ao longo do tempo. A taxa de obtenção de alimentos do estorninho europeu é rápida no início, mas à medida que o tempo passa, ela sofre uma redução dos benefícios porque a quantidade de presas obtidas por

unidade de tempo diminui.

A taxa na qual as aves genitoras trazem os alimentos para seus filhotes é uma função de quanto alimento eles obtêm e quanto tempo gastam para obtê-lo. O tempo total necessário para a obtenção dos alimentos depende do tempo necessário para voar ida e volta até o local que contém os alimentos, conhecido como o *tempo de viagem*, mais o tempo que ela necessita para a obtenção dos alimentos após a ave chegar ao local, conhecido como o *tempo de procura*. A Figura 4.19 mostra um modelo gráfico de como um animal deve tomar decisões como um forrageador de local central. A linha de benefícios decrescentes é mostrada em laranja. Para tanto, podemos adicionar um tempo de viagem fixo, que é a quantidade de tempo de que uma ave necessita para chegar até a área de alimentação. Em seguida podemos desenhar uma linha vermelha desde a origem da viagem até cortar a curva de benefícios. Se desenharmos a linha vermelha na inclinação mais íngreme que apresenta a intersecção com a curva de benefícios laranja, as duas linhas se cruzam no ponto vermelho na figura. Esse ponto de intersecção – que é desenhado tangente à curva de benefícios laranja – representa a taxa mais alta de captura de alimentos que a ave consegue obter, incluindo o tempo de viagem. Se o estorninho expressou quaisquer fenótipos comportamentais alternativos – por exemplo, se ele permaneceu no local de alimentação durante períodos mais longos ou mais curtos, indicados pelos pontos pretos na figura – ele teria uma taxa de aquisição de alimentos mais baixa.

Forrageamento de local central Comportamento de forrageamento no qual os alimentos adquiridos são trazidos até um local central, como um ninho com filhotes.

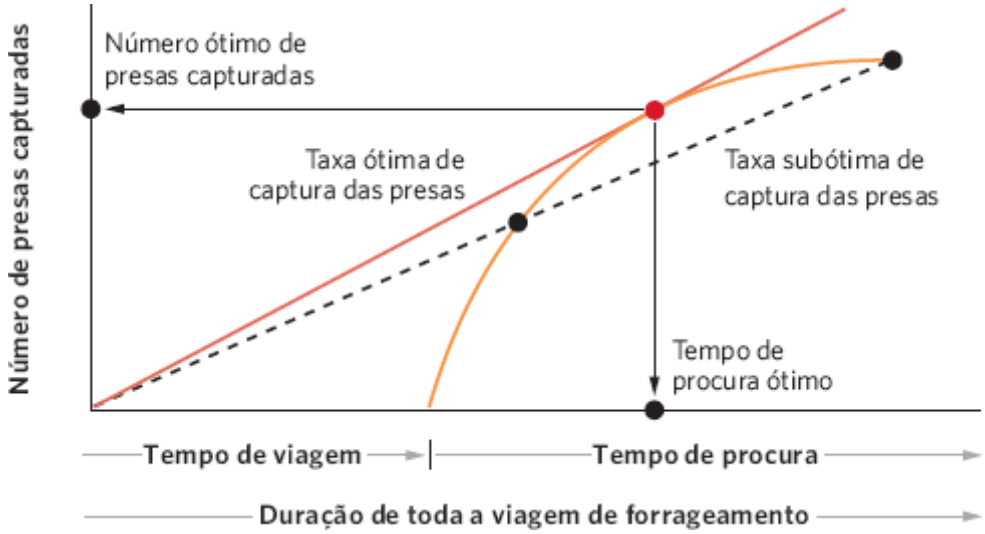


Figura 4.19 Forrageamento de local central. A taxa ótima de forrageamento para um animal que deixa o seu ninho para encontrar alimentos depende do tempo necessário para viajar até um local que contém alimentos e do tempo despendido com a alimentação após a sua chegada. Em relação a uma determinada curva de benefícios (a linha laranja), a taxa ótima de captura das presas é obtida ao desenharmos uma linha reta a partir da origem da viagem tangente à curva de benefícios. O ponto de tangência indica o tempo ótimo que o animal deve passar com a procura e a quantidade ótima de alimentos que ele deve trazer de volta. Passar mais ou menos tempo se alimentando no local, como indicado pelos pontos pretos, resulta em quantidades subótimas de alimentos obtidos por unidade de tempo.

Dado o nosso conhecimento de como o estorninho deve forragear quando o local de alimentação está a uma distância fixa do ninho, como deve o comportamento da ave mudar quando o alimento está mais perto ou mais longe? Nos locais mais distantes, a ave deveria gastar mais tempo procurando pelos alimentos e trazendo de volta mais alimentos para auxiliar na compensação do tempo de viagem adicional. Contrariamente, à medida que o tempo de viagem diminui em relação aos locais que se encontram mais próximos do ninho, a ave deve passar menos tempo procurando pelo local dos alimentos e trazer de volta menos alimentos. Relembre o exemplo da mercearia. Se a loja estivesse localizada do outro lado da rua de sua casa, você provavelmente faria viagens mais frequentes, passaria menor quantidade de tempo procurando pelos alimentos, e traria de volta alguns poucos itens a cada viagem. Se a loja estivesse a uma hora de distância de carro, você provavelmente faria menos viagens, passaria mais tempo procurando pelos alimentos, e traria de volta uma grande quantidade de itens a cada viagem. Assim como o estorninho, essas decisões melhoram sua eficiência ao trazer de volta os alimentos.

Até que ponto os organismos de fato forrageiam otimamente? Pesquisadores abordaram essa questão em um inteligente experimento. Eles treinaram estorninhos para visitar mesas de alimentação que ofereciam larvas do bicho-da-farinha por meio de um tubo de plástico em intervalos de tempo precisos. Um estorninho chegaria à mesa, pegaria a primeira larva, e em seguida aguardaria até que a próxima larva estivesse disponível. Cada larva sucessiva foi apresentada em intervalos

progressivamente mais longos, mimetizando os mais longos intervalos nos quais um estorninho capturaria as "casacos-de-couro" à medida que o seu bico se tornasse cada vez mais cheio. Os pesquisadores montaram as mesas de alimentação em distâncias diferentes dos ninhos dos estorninhos e observaram quantas larvas um estorninho pegava antes que ele decolasse de volta para o seu ninho. O número previsto de presas trazidas de volta para o ninho da ave, mostrado como uma linha azul na Figura 4.20, está de acordo com o número real observado no experimento, representado pelos pontos em vermelhos.

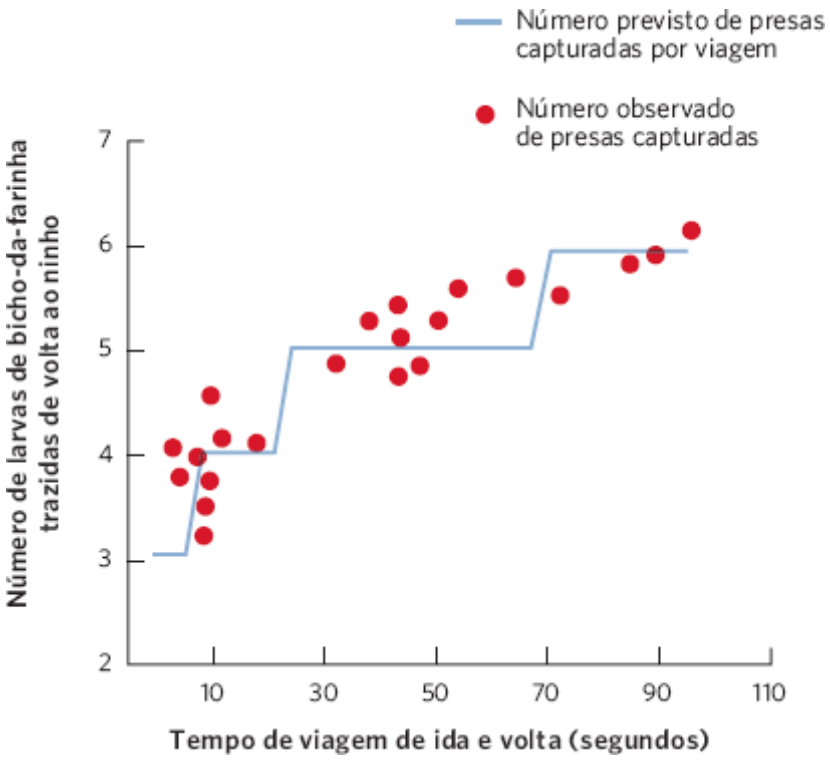


Figura 4.20 Captura de presas prevista versus observada para um forrageador de local central. Com base em um modelo de forrageamento ótimo, pesquisadores previram que tempos de viagem mais longos causariam o retorno dos estorninhos aos seus ninhos com um maior número de larvas do bicho-da-farinha. Os pesquisadores ofereceram larvas aos estorninhos sobre mesas que se encontravam localizadas a diferentes distâncias dos seus ninhos. O número observado de larvas trazidas de volta aos ninhos mostra a concordância com as previsões. (Conforme Kacelnik A. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*), I. Patch residence time. Journal of *Animal Ecology* 1984;53: 283-299.)

FORRAGEAMENTO SENSÍVEL AO RISCO

Nossas previsões sobre como os animais devem forragear presumiram que eles estão simplesmente maximizando sua taxa de ganho energético. Entretanto, a maioria dos animais apresenta outras considerações, incluindo predadores. Como o ato da alimentação coloca a maioria dos animais em risco para a predação, eles devem considerar esse perigo quando tomam suas decisões sobre o forrageamento. Os animais que incorporam o risco de predação em suas decisões de forrageamento praticam um **forrageamento sensível ao risco**.

O "caboz-riacho" (*creek chub*) (*Semotilus atromaculatus*) é um peixe que enfrenta o desafio comum de encontrar o seu almoço, em vez de se tornar o almoço para um predador. Os pequenos "cabozes-riacho" se alimentam de vermes *tubifex* e preferem se alimentar em locais que contêm mais vermes. Mas e se os locais que contêm mais vermes contêm também mais predadores, incluindo "cabozes-riacho" maiores e canibais? Quanto alimento seria necessário para atrair os pequenos "cabozes-riacho" para se alimentarem no local mais arriscado? Para abordar essa questão, os pesquisadores colocaram pequenos "cabozes-riacho" em um riacho artificial que continha um refúgio contra os predadores na seção intermediária do riacho. Em uma extremidade do riacho, os pesquisadores colocaram um grande "caboz-riacho" e uma baixa densidade de vermes. Na outra extremidade do riacho, colocaram dois grandes "cabozes-riacho" e manipularam diferentes densidades de vermes. Como você pode ver na Figura 4.21, quando a extremidade oposta do riacho continha dois grandes "cabozes-riacho", os pequenos "cabozes-riacho" não se deslocariam para o lado com dois predadores até que aquele lado contivesse o triplo da quantidade de alimentos.

COMPOSIÇÃO ALIMENTAR ÓTIMA

A maioria dos animais não consome um único item alimentar, mas faz escolhas a partir de uma diversidade de itens alimentares. Por exemplo, considere as opções alimentares dos coiotes que vivem no oeste dos EUA. Em Idaho, o coiote pode consumir diversas espécies de presas, incluindo presas pequenas, como ratos-do-campo (*Microtus montanus*), presas médias, como coelhos-de-rabo-de-algodão (*Sylvilagus nuttallii*), e presas grandes, como lebres (*Lepus californicus*). As

espécies de presas maiores fornecem maiores benefícios energéticos para o coiote, mas requerem mais tempo e energia para serem subjugadas e consumidas. Em virtude dessas opções, o coiote precisa decidir quais espécies de presas ele deve perseguir e quais espécies ele deve ignorar.

Para determinar a decisão alimentar ótima, devemos equilibrar a energia obtida da presa e o **tempo de manuseio** – o tempo necessário para subjugar e consumir a presa. Assumindo a mesma quantidade de tempo de manuseio para cada opção, a decisão ótima para o predador dependerá da energia obtida de cada presa e da abundância da presa. A decisão ótima pode mudar se o tempo de manuseio não for igual. Nessa situação, precisamos considerar a quantidade de energia obtida por unidade de tempo para cada espécie de presa. Podemos fazer isto ao dividir o benefício energético de um item de presa por seu tempo de manuseio. Quando fazemos isto, por vezes observamos que a menor presa deve ser consumida, uma vez que, embora forneça menor benefício energético do que uma presa maior, seu baixo tempo de manuseio pode fornecer ao predador o mais alto ganho energético por unidade de tempo. No caso dos coiotes, pesquisadores observaram que embora as lebres requeiram mais esforços para capturar e consumir do que os coelhos-de-rabo-de-algodão ou os ratos-do-campo, as lebres também fornecem maior benefício energético, de modo que os coiotes devem classificar as lebres como o item alimentar mais lucrativo, seguidas pelos coelhos-de-rabo-de-algodão e em seguida pelos ratos-do-campo.

Após sabermos como os diferentes itens alimentares são comparados em termos da energia obtida por unidade de tempo de manuseio, podemos realizar várias previsões. Por exemplo, o predador sempre deve consumir a espécie de presa que fornece o mais alto benefício energético; se esta presa for abundante, ela é a única presa que o predador deve consumir. Essa estratégia maximiza o ganho energético do animal. Entretanto, se essa presa com o mais alto teor energético for rara e as necessidades energéticas do predador não forem atendidas, o animal deve incluir itens menos lucrativos em sua dieta. As espécies de presas de muito baixo valor energético nunca devem ser incluídas na dieta, exceto se todas as presas de mais alto teor energético forem escassas. No caso do coiote, os pesquisadores descobriram que eles parecem estar fazendo escolhas alimentares ótimas. Os coiotes sempre consumiram as lebres, independentemente da sua abundância. Entretanto, quando as lebres se tornaram menos abundantes, os coiotes aumentaram seu consumo de coelhos-de-rabo-de-algodão e ratos-do-campo.

DIETA MISTA

Alguns forrageadores consomem uma dieta variada porque um tipo de alimento pode não fornecer todos os nutrientes necessários. Os humanos, por exemplo, conseguem sintetizar muitos aminoácidos, mas outros aminoácidos – conhecidos como aminoácidos essenciais – somente podem ser obtidos de alimentos. Uma dieta de apenas arroz ou apenas feijões não tem o conjunto completo de aminoácidos essenciais necessários aos humanos. Entretanto, uma dieta que combine arroz e feijões contém todos os aminoácidos essenciais necessários, porque cada um contém os aminoácidos essenciais que se encontram ausentes no outro.

Os benefícios de uma dieta mista foram demonstrados com a utilização de ninfas (estágios imaturos) do gafanhoto americano (*Schistocerca americana*). Como você pode ver na Figura 4.22A, as ninfas do gafanhoto cresceram mais rápido quando alimentadas com uma mistura de couve, algodão e manjericão do que quando lhes foi oferecida qualquer uma dessas plantas para a alimentação isoladamente. O efeito foi ainda mais pronunciado com as plantas naturais de baixa qualidade, como mesquita e amoreira: as ninfas com as dietas mistas cresceram com quase o dobro da velocidade do que aquelas que se alimentaram de qualquer uma dessas espécies de plantas isoladamente, mostrado na Figura 4.22B. Foram obtidos resultados similares com dietas artificiais que continham baixo teor de proteínas ou carboidratos, ambos necessários para o crescimento adequado: os gafanhotos com dietas mistas cresceram mais rapidamente. Com base nesses dados, podemos prever que se lhes for proporcionada uma escolha, esses gafanhotos decidirão por forragear em uma dieta mista para melhorar a sua aptidão.

Forrageamento sensível ao risco O comportamento de forrageamento que é influenciado pela presença de predadores.

Tempo de manuseio A quantidade de tempo que um predador despende para consumir uma presa capturada.

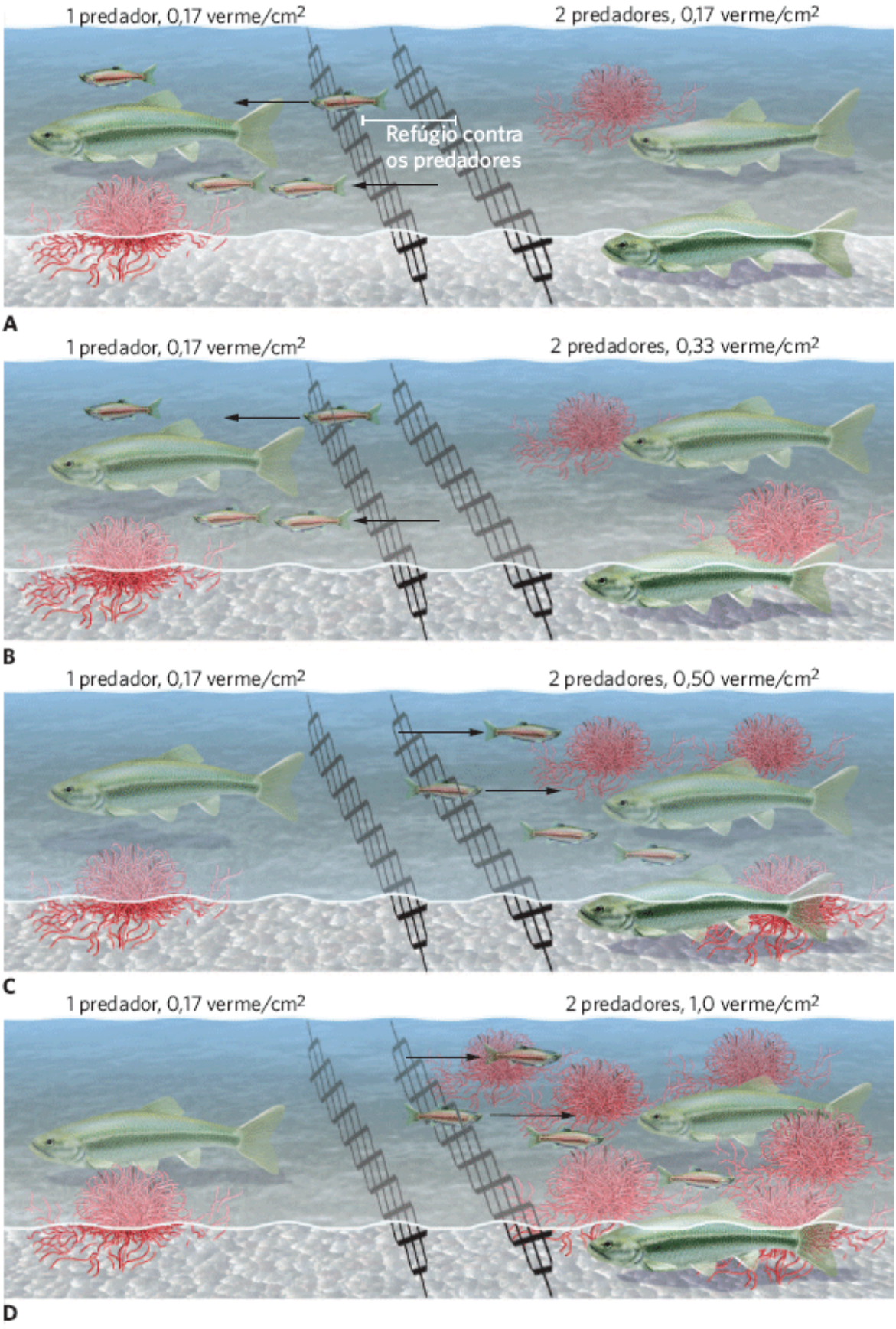


Figura 4.21 Forrageamento sensível ao risco. A sensibilidade dos "cabozes-riacho" (*Semotilus atromaculatus*) jovens à densidade de alimentos e aos predadores foi testada em riachos artificiais. Todos os riachos apresentavam um lado que continha um "caboz" adulto predatório e uma baixa densidade de alimentos (0,17 verme/cm^2). **A.** Quando a extremidade à direita do riacho continha dois predadores e a mesma baixa densidade de alimentos, os "cabozes" jovens se deslocavam para o lado esquerdo. **B.** Quando a extremidade direita continha dois predadores e uma densidade alimentar média (0,33 verme/cm^2), os "cabozes" jovens ainda se deslocavam para o lado esquerdo. Apenas quando o lado com dois predadores continha uma densidade alta de alimentos (0,50 verme/cm^2) (**C**) ou uma densidade muito alta de alimentos (1,0 verme/cm^2) (**D**) os "cabozes" jovens se deslocavam para o lado direito do riacho. (Conforme Gilliam JF, Fraser DF. Habitat selection under predation hazard: Test of a model with foraging minnows. *Ecology* 1987;68: 1856-1862.)

Em todo este capítulo, observamos que os organismos comumente experimentam uma variação espacial e temporal em seu ambiente. Em resposta a essa variação, muitos desenvolveram a capacidade de produzir diversos fenótipos a partir de

um único genótipo. A estratégia da utilização de diversos fenótipos – incluindo alterações na morfologia, na fisiologia, ou no comportamento – é eficaz quando existem compensações tais que nenhum fenótipo único apresenta um bom desempenho em todos os ambientes. A evolução da plasticidade fenotípica é comum entre todos os grupos de organismos sobre a Terra, sempre que existem sinais ambientais confiáveis.

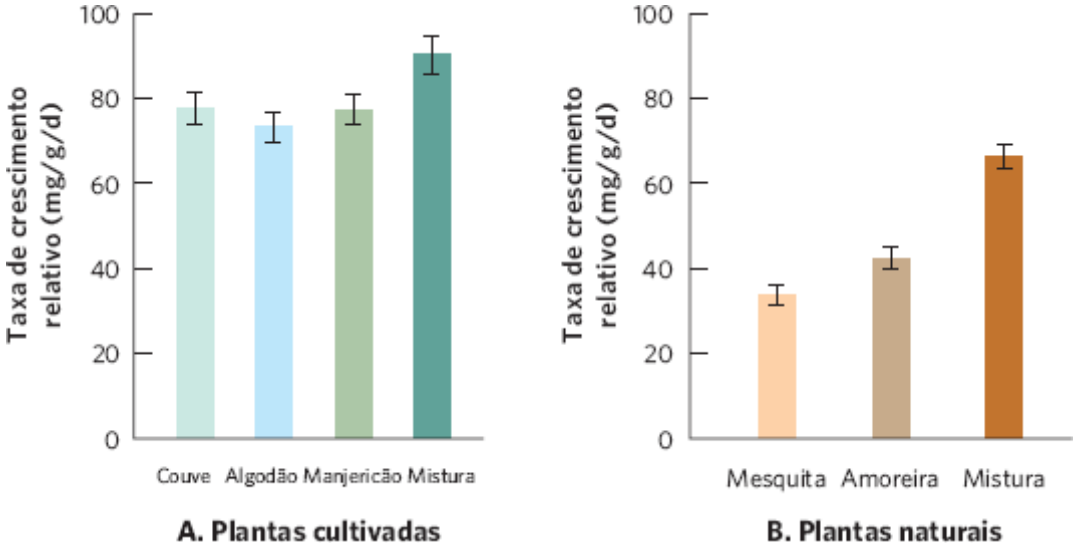


Figura 4.22 Dietas mistas. Gafanhotos jovens crescem mais rapidamente com dietas mistas do que com qualquer dieta única, independentemente de as comparações terem sido realizadas com a utilização de plantas cultivadas (**A**) ou plantas naturais (**B**). Em geral, as dietas mistas fornecem uma gama mais completa de nutrientes necessários para os animais do que dietas únicas. As barras de erro são os erros padrão. (Conforme Bernays EA *et al.* Dietary mixing in a generalist herbivore: Tests of two hypotheses. *Ecology* 1994;75: 1997-2006.)

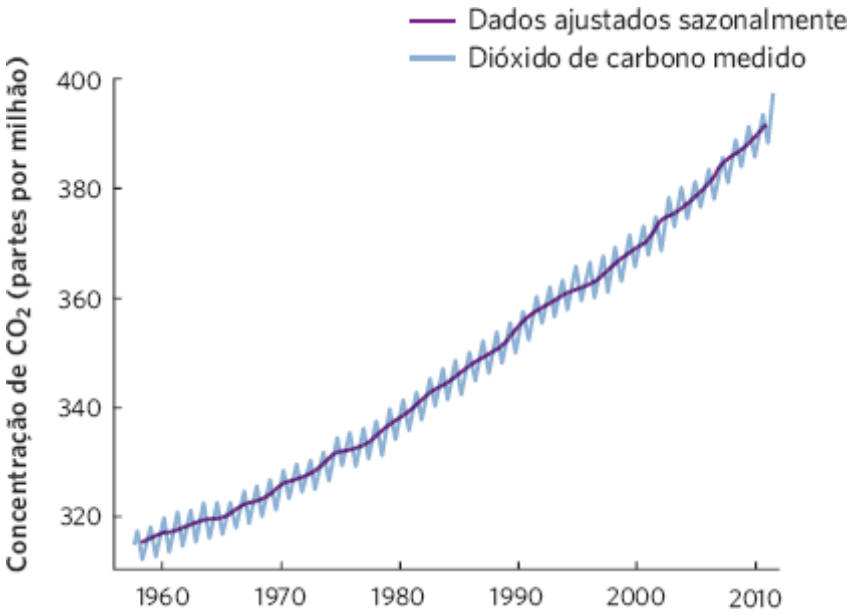
ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

RESPOSTA À NOVA VARIAÇÃO AMBIENTAL

Experimento com elevação de CO_2. Torres altas na Duke University Forest têm emitido CO_2 na atmosfera durante vários anos e os pesquisadores têm rastreado os efeitos sobre as plantas. (Fotografia de Jeffery S. Pippen, http:people.duke.edu/-jspippen/nature.htm.)

Os ecólogos têm uma boa compreensão sobre as adaptações fenotipicamente plásticas às variações ambientais presentes por centenas de milhares de gerações, tempo suficiente para a evolução de um mecanismo de resposta fenotípica apropriado. Mas como os organismos respondem às variações ambientais mais recentes?

Uma das alterações mais profundas no nosso ambiente tem sido o aumento global no CO_2 atmosférico. Em 1958, Charles Keeling começou a registrar as concentrações do CO_2 atmosférico no topo do Mauna Loa a 3.400 m de altura na ilha do Havaí. Keeling queria determinar se as emissões antropogênicas estavam aumentando a concentração de CO_2 na atmosfera. Na época em que ele iniciou seu estudo, os cientistas não tinham medições precisas de longo prazo das concentrações do CO_2 atmosférico. Em 1958, a concentração do CO_2 era de aproximadamente 316 partes por milhão (ppm; 316 moléculas de CO_2 por milhão de moléculas de ar, principalmente nitrogênio e oxigênio). Durante as décadas subsequentes, a concentração do CO_2 na atmosfera aumentou drasticamente, subindo para 352 ppm em 1990 e 395 ppm em 2012, sem sinais de nivelamento. Outras pesquisas indicam que essa concentração do CO_2 não esteve presente na Terra em pelo menos os últimos 10.000 anos. À medida que a demanda por energia e terras agrícolas aumenta, é esperado que a concentração do CO_2 alcance de 500 a 1.000 ppm no ano 2100.



Alterações no CO_2 atmosférico ao longo do tempo. Medições na ilha do Havaí mostraram que as concentrações de CO_2 vêm aumentando continuamente durante os últimos 50 anos. Conforme http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/

Como os organismos responderão a uma tal mudança em seu ambiente, considerando que não experimentaram concentrações desta magnitude de CO_2 nos últimos 10.000 anos? Para abordar esta questão, cientistas têm conduzido grandes experimentos externos, nos quais torres altas emitem gás CO_2 sobre florestas e terrenos cultivados para causar uma elevação no CO_2 que varia de 475 a 600 ppm. Como uma média entre diversos experimentos iniciados em meados da década de 1990, os pesquisadores descobriram que a elevação do CO_2 causa um aumento na taxa de fotossíntese de 40%. Além disso, como as plantas abrem os seus estômatos para obter o CO_2, a elevação das concentrações de CO_2 possibilita que as plantas mantenham seus estômatos fechados com mais frequência, o que resulta em uma redução de 22% na transpiração da água. Tudo isto se traduz na melhora do crescimento das plantas. As plantas que experimentaram a elevação do CO_2 apresentaram um aumento de 17% no crescimento de seus brotos e de 30% no crescimento de suas raízes.

Estas respostas de crescimento representam as médias entre uma diversidade de espécies, mas nem todas as espécies responderam do mesmo modo. Por exemplo, o crescimento melhorou em plantas C_3, mas não em plantas C_4. Pesquisadores formulam a hipótese de que em virtude de a via C_4 da fotossíntese já bombear altas concentrações de CO_2 para dentro das células da bainha do feixe da folha, concentrações atmosféricas de CO_2 mais altas apresentam pouco efeito adicional. Como a maioria das espécies de plantas utiliza a via C_3, a maioria das plantas apresentará crescimento maior, exceto se outros nutrientes se tornarem limitantes, ou se a herbivoria das plantas também aumentar e causar um aumento da perda de seus tecidos. Por outro lado, não se espera que as plantas C_4, que incluem milho, cana-de-açúcar e muitas outras plantações importantes, cresçam tão rapidamente à medida que os humanos continuem a elevar a concentração de CO_2 na atmosfera.

A alteração nas concentrações de CO_2 é apenas um exemplo das muitas alterações antropogênicas que ocorrem sobre a Terra atualmente. A maioria dos organismos apresenta fenótipos flexíveis, que foram moldados pela seleção natural em resposta às variações ambientais passadas. Os organismos que enfrentam a nova variação ambiental em virtude de causas antropogênicas podem ser capazes de utilizar estas adaptações existentes e também podem sofrer uma evolução continuada para novos tipos de fenótipos flexíveis. Entretanto, muitos outros tipos de impactos antropogênicos – como poluição do ar e da água – podem superar em muito a amplitude da variação ambiental histórica em relação a uma população. Como resultado, as populações podem não possuir as estratégias fenotipicamente plásticas que possibilitarão a elas se desempenharem bem ao enfrentarem estes tipos de impactos antropogênicos.

Fontes: Jaub D. Effects of rising atmospheric concentrations of carbon dioxide on plants. *Nature Education Knowledge* 2010; 1: 21.

Ainsworth EA, Long SP. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2. *New Phytologist* 2005; 165: 351-372.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Os sistemas e os processos ecológios variam no tempo e no espaço.** Também existe variação espacial em virtude de diferenças no clima, na topografia e nos solos. A extensão do espaço afetada por um evento normalmente está positivamente relacionada com a duração de um evento no tempo.

■ **A variação ambiental favorece a evolução de fenótipos variáveis.** A plasticidade fenotípica, a capacidade de produzir fenótipos alternativos, é favorecida quando os organismos experimentam uma variação ambiental, quando sinais confiáveis indicam o atual estado do ambiente, e quando nenhum fenótipo único é superior em todos os ambientes. Atributos fenotipicamente plásticos incluem comportamento, fisiologia, morfologia e história de vida. Cada tipo de atributo difere em quão rápido ele pode responder às alterações ambientais e se estas respostas são reversíveis.

■ **Muitos organismos desenvolveram adaptações à variação nos inimigos, competidores e parceiros.** As respostas aos inimigos incluem mudanças no comportamento que tornam os indivíduos de mais difícil detecção, defesas morfológicas que tornam as presas mais difíceis de serem capturadas e defesas químicas que tornam as presas menos palatáveis. As respostas aos competidores incluem mudanças morfológicas em plantas que as tornam mais capazes de obter recursos, mudanças morfológicas em animais que os tornam mais capazes de consumir e digerir alimentos escassos, e estratégias comportamentais em animais que melhoram a sua capacidade de encontrar alimentos escassos. Os organismos em geral favorecem o acasalamento com outro indivíduo, mas uma escassez de parceiros pode tornar a autofertilização uma alternativa viável para algumas espécies.

■ **Muitos organismos desenvolveram adaptações às condições abióticas variáveis.** A variação na temperatura favoreceu a evolução de isoenzimas e a transferência entre *micro-habitats*. A variação na disponibilidade da água favoreceu as plantas que conseguem abrir e fechar seus estômatos e alterar suas proporções de raízes e brotos. A variação na salinidade favoreceu a evolução de novos modos para o ajuste das concentrações de solutos para minimizar o custo da osmorregulação. A variação no oxigênio pode causar aumentos adaptativos em eritrócitos e na hemoglobina para melhorar a captação de oxigênio em altas altitudes.

■ **Migração, armazenamento e dormência são estratégias para sobreviver às variações ambientais extremas.** A migração possibilita que os organismos deixem as áreas com ambientes em degradação, o armazenamento possibilita que os organismos tenham um suprimento adicional de energia para superar os períodos de degradação do ambiente e a dormência possibilita que os organismos diminuam o seu metabolismo até que as condições ambientais danosas tenham passado.

■ **A variação na qualidade e na quantidade dos alimentos é a base da teoria do forrageamento ótimo.** O forrageamento de local central prevê que a quantidade de tempo passada forrageando em um local e a quantidade de alimentos trazida de volta a um ninho central dependerá dos benefícios obtidos ao longo do tempo no local e do tempo de viagem de ida e volta até o local. Os forrageadores sensíveis ao risco consideram não apenas a energia a ser obtida, mas também o risco de predação imposto. Muitos animais também devem considerar uma variação de itens alimentares alternativos, a energia e a abundância de cada item alimentar, e se devem consumir uma mistura de itens alimentares para atender todas as suas necessidades nutricionais.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Explique a diferença entre o tempo e o clima em termos de variação temporal.

2. Como a heterogeneidade espacial pode ser percebida por um organismo como uma heterogeneidade temporal?

3. O que significa quando um organismo enfrenta uma compensação fenotípica?

4. Por que a evolução de atributos fenotipicamente plásticos necessita de sinais ambientais confiáveis?

5. Sob quais condições a plasticidade fenotípica pode não se desenvolver e por quê?

6. Se a autofertilização resulta em baixa aptidão em virtude de muitos filhotes não viáveis, por que um organismo escolheria a autofertilização como uma estratégia de acasalamento?

7. Se uma planta consegue melhorar sua capacidade de obter água por meio do crescimento de mais raízes, por que a planta nem sempre induz o crescimento de mais raízes?

8. Explique como a migração é um comportamento fenotipicamente plástico.

9. Diferencie diapausa, hibernação, torpor e estivação.

10. Explique por que um forrageador de local central deve alterar seu comportamento de forrageamento à medida que a localização dos alimentos se torna mais distante.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | O COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO DE TORDOS-AMERICANOS

Os dados a seguir foram coletados por um cientista que observou o número de minhocas que tordos-americanos (*Turdus migratorius*) conseguiram manter em seus bicos à medida que procuraram em um gramado após uma tempestade de verão. Plote os dados e descreva a relação entre o tempo e o número de minhocas coletadas.

Essa correlação entre o tempo e o número de minhocas coletadas representa tanto uma correlação quanto uma causa?

TEMPO (min)	NÚMERO MÉDIO DE MINHOCAS COLETADAS
0	0
1	1,0
2	2,0
3	2,8
4	3,4
5	3,7
6	3,9
7	4,0
8	4,0

[1]N.R.T.: Referente às condições atmosféricas.

CAPÍTULO 5

Climas e Solos

Um belo jardim. Este jardim está localizado no Parque Nacional Marsh-Billings-Rockefeller em Woodstock, Vermont. (Fotografia de Susan Cole Kelly.)

Onde Cresce o seu Jardim?

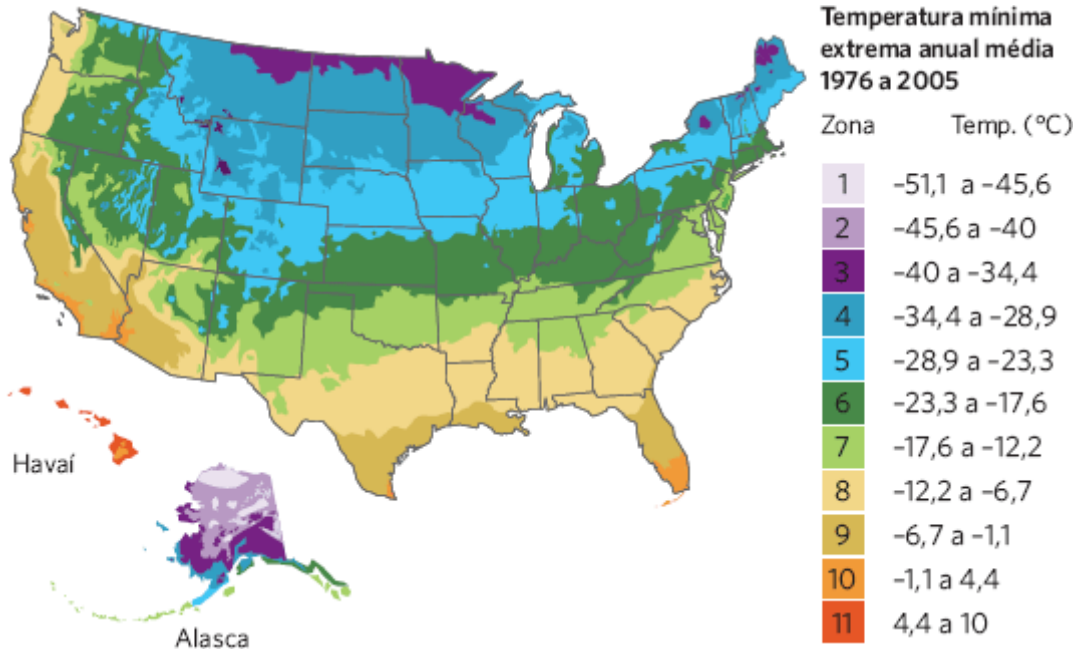
Se você plantou um jardim, sabe que deve tomar uma série de decisões. Você pode escolher entre uma vasta seleção de frutas e vegetais, sem mencionar uma estonteante coleção de flores, arbustos e árvores. Embora você tenha um grande número de opções, nem todas as plantas crescem bem em todos os locais. Para auxiliar os jardineiros a determinar que plantas conseguem sobreviver e florescer em cada lugar, o Departamento de Agricultura dos EUA desenvolveu um mapa de zonas de robustez das plantas.

As zonas de robustez das plantas levam em consideração as temperaturas mais frias que ocorrem durante o inverno. As plantas mais robustas toleram temperaturas muito frias, enquanto outras são muito sensíveis para sobreviver aos invernos rigorosos. As zonas de robustez das plantas seguem a temperatura mínima tipicamente alcançada em locais em toda a América do Norte. A Zona 10, por exemplo, é encontrada no sul da Flórida, onde a temperatura mínima média no inverno é superior a 4°C. Por outro lado, a Zona 1, com uma temperatura média mínima no inverno inferior a 245°C, é encontrada no Alasca.

> **"Para auxiliar os jardineiros a determinar que plantas conseguem sobreviver e florescer em cada lugar, o Departamento de Agricultura dos EUA desenvolveu um mapa de zonas de robustez das plantas."**

Ao observarmos o mapa das zonas de robustez das plantas, surgem diversos padrões. Em primeiro lugar, parece haver uma organização das zonas relacionada com a latitude, em particular no meio do continente. As latitudes mais altas recebem menos luz solar no inverno e temperaturas mais baixas. Entretanto, um segundo padrão das zonas de robustez das plantas apresenta uma curva ao longo das faixas litorâneas. Por exemplo, no interior do continente, a Zona 8 abrange estados como Louisiana, Alabama e Geórgia. Ao longo da costa leste, entretanto, a Zona 8 se estende por todo o trajeto até a Virgínia. Ao longo da costa oeste, a Zona 8 se estende em direção ao norte, por todo o trajeto até o estado de Washington. Esses padrões ocorrem em virtude de as duas costas serem adjacentes aos oceanos, que contêm águas tropicais quentes que circulam para cima a partir do equador. Essas águas quentes aquecem o ar durante o inverno e tornam o terreno ao longo das costas mais quente do que o interior do continente na mesma latitude. Um terceiro padrão pode ser visto nas elevações; os topos das montanhas têm temperaturas mais frias do que as elevações mais baixas.

O mapa das zonas de robustez também mostra que a costa oeste tem temperaturas mais quentes no inverno do que a costa leste, tornando possível que os fazendeiros na Califórnia cultivem frutas e vegetais durante o inverno. A diferença nas temperaturas entre as costas leste e oeste é causada por ventos predominantes que sopram do oeste para o leste. No inverno ao longo da costa oeste, os ventos transportam o ar oceânico mais quente em direção à costa, aquecendo-a. Ao longo da costa leste, entretanto, os ventos transportam o ar frio do meio do continente em direção à costa, e empurram o ar oceânico quente para longe da costa. Como resultado, a costa leste permanece mais fria do que a oeste durante o inverno.



Zonas de robustez das plantas para a América do Norte. As zonas mais quentes ocorrem no sul dos EUA e ao longo das costas.

O mapa das zonas de robustez das plantas mostra como os climas ao redor do mundo são o resultado de uma combinação complexa de luz solar, latitude, elevação, correntes de ar e correntes oceânicas. Neste capítulo, exploraremos como os processos globais afetam a distribuição dos climas sobre a Terra e como os climas afetam os tipos de solo que se formam.

Fonte: The United States National Arboretum, USDA Plant hardiness zone map, http://www.usna.usda.gov/Hardzone/ushzmap.html

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A Terra é aquecida pelo efeito estufa.
- Existe um aquecimento desigual da Terra pelo Sol.
- Aquecimento desigual da Terra direciona as correntes de ar na atmosfera.
- Correntes oceânicas também afetam a distribuição dos climas.
- Características geográficas em menor escala podem afetar os climas regionais e locais.
- O clima e a rocha subjacente interagem para criar diversos solos.

▶ Como vimos no Capítulo 3, o clima de uma região na Terra se refere às condições atmosféricas médias medidas ao longo de muitos anos. Os climas podem variar amplamente, desde as áreas muito frias próximas dos polos Norte e Sul, até desertos quentes e secos, aproximadamente nas latitudes 30° N e 30° S, até áreas quentes e úmidas próximas do equador. Neste capítulo, examinaremos os fatores que determinam a localização dos climas ao redor do mundo. Com uma compreensão sobre os climas, passaremos a observar como os solos são formados. Como veremos nos capítulos seguintes, essas diferenças nos climas e nos solos auxiliam na determinação da distribuição dos organismos ao redor do globo.

Diversos fatores contribuem para os diferentes padrões climáticos. Alguns dos mais importantes são o efeito estufa, o aquecimento desigual da Terra pela energia solar, as correntes de convecção atmosférica, a rotação da Terra, as correntes oceânicas e as diversas características topográficas em pequena escala, incluindo as sombras de chuva.

A Terra é aquecida pelo efeito estufa

A radiação solar fornece a grande maioria da energia que aquece a Terra e que os organismos utilizam. Entretanto, a radiação solar isoladamente não é suficiente para aquecer o planeta; os gases na atmosfera também desempenham um papel crítico.

EFEITO ESTUFA

A radiação solar aquece a Terra por meio de uma série de etapas, ilustradas na Figura 5.1. Cerca de um terço da radiação solar emitida em direção à Terra é refletida pela atmosfera – a camada de ar de 600 km de espessura que circunda o planeta – e volta para o espaço. A radiação solar restante penetra na atmosfera. Uma grande parte da radiação de alta energia – incluindo a radiação ultravioleta – é absorvida na atmosfera. O restante passa junto com a maior parte da luz visível pela atmosfera. Quando essa radiação chega até as nuvens e a superfície da Terra, uma parte é refletida de volta para o espaço e o restante é absorvido. À medida que as nuvens e a superfície da Terra absorvem essa radiação, elas começam a se aquecer e a emitir radiação infravermelha de energia mais baixa. O calor que você sente irradiando para o ar ao permanecer em pé sobre o asfalto quente de uma estrada é um exemplo dessa radiação infravermelha.

A radiação solar que denominamos luz visível passa facilmente pelos gases da atmosfera. A radiação infravermelha, entretanto, é prontamente absorvida pelos gases na atmosfera. Os gases são aquecidos pela radiação infravermelha e em seguida reemitem a radiação infravermelha em todas as direções. Parte dessa energia vai para o espaço e parte volta em direção à superfície do planeta. Esse processo da radiação solar que atinge a Terra, sendo convertida em radiação infravermelha, e em seguida sendo absorvida e reirradiada pelos gases atmosféricos, é conhecido como **efeito estufa**. O nome advém do fato de o efeito se assemelhar a uma estufa de jardinagem com janelas que retêm o calor da radiação solar.

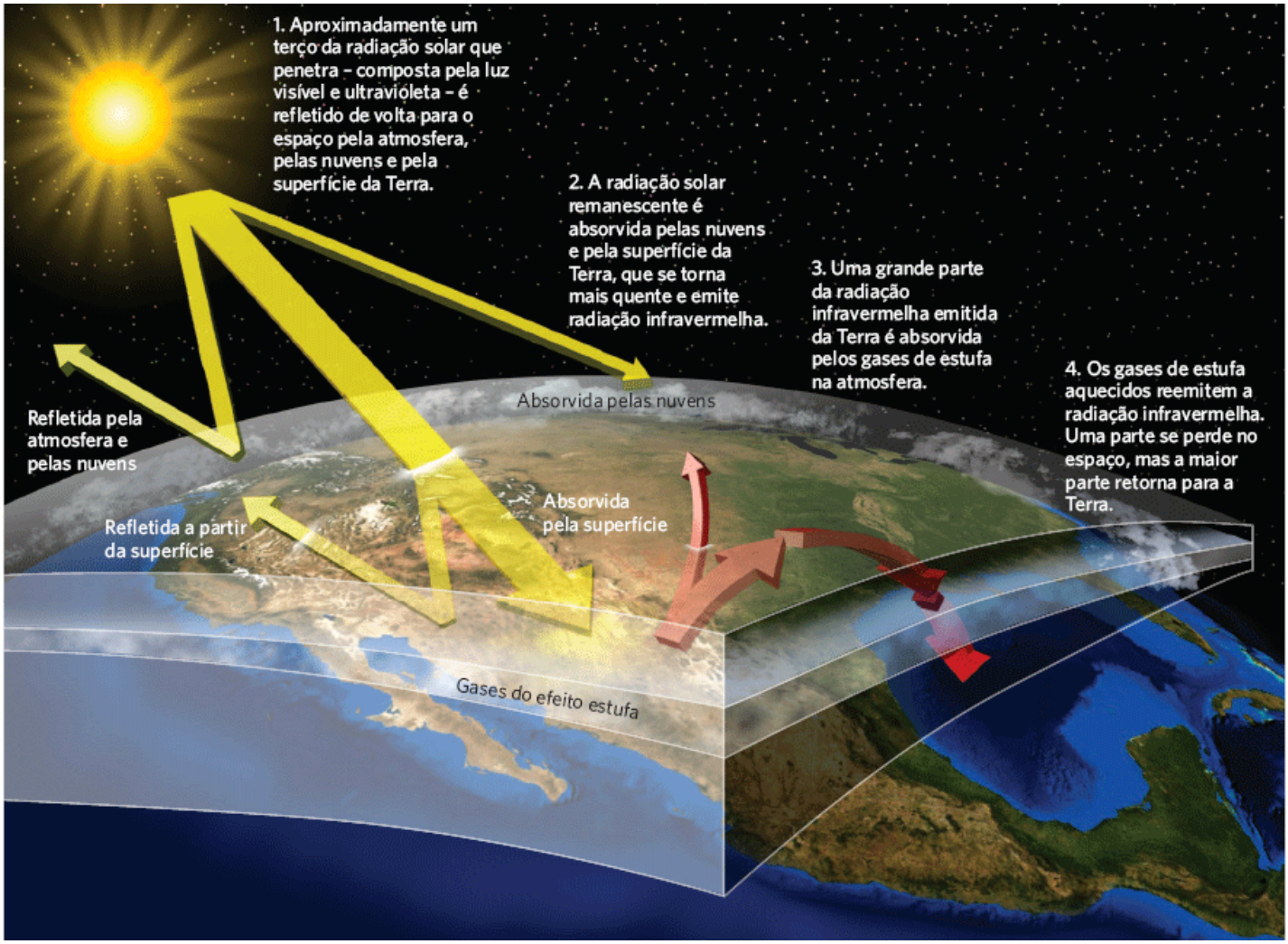


Figura 5.1 Efeito estufa. De toda a radiação solar que atinge a Terra, uma parte é refletida de volta para o espaço e o restante penetra a atmosfera, onde uma grande parte dela aquece as nuvens e a superfície do planeta. Esses objetos aquecidos emitem radiação infravermelha de volta em direção à atmosfera, onde ela é absorvida pelos gases do efeito estufa que aquecidos reemitem a radiação infravermelha de volta em direção à Terra, o que causa um aquecimento adicional da superfície.

GASES DE ESTUFA

Existem muitos gases diferentes na atmosfera, mas apenas aqueles que absorvem e reemitem a radiação infravermelha e contribuem para o efeito estufa são conhecidos como os gases de estufa. De fato, se excluirmos o vapor de água, 99% dos gases na atmosfera são oxigênio (O_2) e nitrogênio (N_2) e nenhum desses atua como um gás de estufa. Isto significa que os gases de estufa, que desempenham esse grande papel de manter o nosso planeta aquecido, compõem apenas uma pequena fração da atmosfera. Os dois gases de estufa mais prevalentes são o vapor de água (H_2O) e o dióxido de carbono (CO_2). Outros gases de estufa de ocorrência natural incluem o metano (CH_4), o óxido nitroso (N_2O) e o ozônio (O_3). Esses gases têm diversas fontes naturais: o vapor de água advém dos grandes corpos de água e da transpiração das plantas; o CO_2 vem da decomposição, da respiração de organismos e de erupções vulcânicas; o N_2O vem de solos úmidos e de regiões com baixo teor de oxigênio dos corpos de água; e o CH_4 da decomposição anaeróbica. O efeito estufa de ocorrência natural é bastante benéfico para os organismos na Terra. Sem esse fenômeno, a temperatura média na Terra, atualmente de 14°C, seria muito mais fria, de –18°C.

As concentrações dos gases de estufa na atmosfera estão aumentando. Como vimos no Capítulo 4, a concentração de CO_2 na atmosfera aumentou significativamente ao longo dos últimos dois séculos por causa do aumento da queima de combustíveis fósseis pelos automóveis, usinas de energia elétrica e outros processos industriais. Ao mesmo tempo, têm ocorrido aumentos no metano e no óxido nitroso de diversas fontes antropogênicas, que incluem agricultura, aterros e queima de combustíveis fósseis. Finalmente, existem gases que não são produzidos naturalmente, como os clorofluorcarbonos, fabricados para atuar como propulsores em latas de aerossol e refrigerantes em congeladores, refrigeradores e aparelhos de ar-condicionado. Embora esses compostos criados pelos humanos existam em concentrações muito mais baixas do que o vapor de água ou o CO_2, cada molécula consegue absorver muito mais radiação infravermelha do que estes, e persistem na atmosfera durante centenas de anos. Um aumento constante desses gases fabricados ao longo dos últimos dois séculos provocou preocupações entre cientistas, ambientalistas e legisladores.

Efeito estufa O processo da radiação solar que atinge a Terra, sendo convertida em radiação infravermelha, e absorvida e reirradiada pelos gases atmosféricos.

Como os gases de estufa absorvem e reemitem a radiação infravermelha para a Terra e sua atmosfera, é lógico concluir que um aumento na concentração dos gases de estufa na atmosfera cause aumento na temperatura média da Terra. Essa expectativa tem sido confirmada. Com base em milhares de medições realizadas em todo o mundo, a temperatura média do ar da superfície do planeta aumentou em cerca de 1°C de 1880 a 2011. Embora algumas regiões, como a Antártida, tenham se tornado 1°C a 2°C mais frias, outras regiões, como o norte do Canadá, se tornaram até 4°C mais quentes. De fato, ao longo do período de 131 anos de monitoramento das temperaturas ao redor do mundo, 9 dos 10 anos mais quentes ocorreram de 2000 a 2011. Como veremos no fim deste capítulo, essas mudanças na temperatura estão alterando os climas globais.

Existe um aquecimento desigual da Terra pelo Sol

As diferenças na temperatura ao redor do globo são resultado da quantidade de radiação solar que atinge a superfície da Terra em cada lugar. As diferenças na radiação solar são determinadas pelo ângulo do Sol que atinge as diferentes regiões do Globo, da distância na atmosfera que a energia percorre e das alterações sazonais na posição da Terra em relação ao Sol.

TRAJETÓRIA E ÂNGULO DO SOL

Considere a posição do Sol durante os equinócios de março e setembro, quando ele está posicionado diretamente sobre o equador. Nessas épocas do ano, o equador recebe maior quantidade de radiação solar e os polos recebem menor quantidade. Três fatores ditam esse padrão: a distância que a luz solar deve percorrer através da atmosfera da Terra, o ângulo no qual os raios atingem a Terra, e a reflectância da superfície da Terra.

Como mostrado na Figura 5.2, antes que os raios do Sol atinjam a Terra, eles devem viajar através da atmosfera da Terra. Quando fazem isso, os gases absorvem parte da energia solar. Seguindo as trajetórias dos raios, podemos observar que a distância percorrida através da atmosfera é mais curta no equador do que nos polos. Isso significa que menos energia solar é removida pela atmosfera antes que ela atinja a Terra no equador.

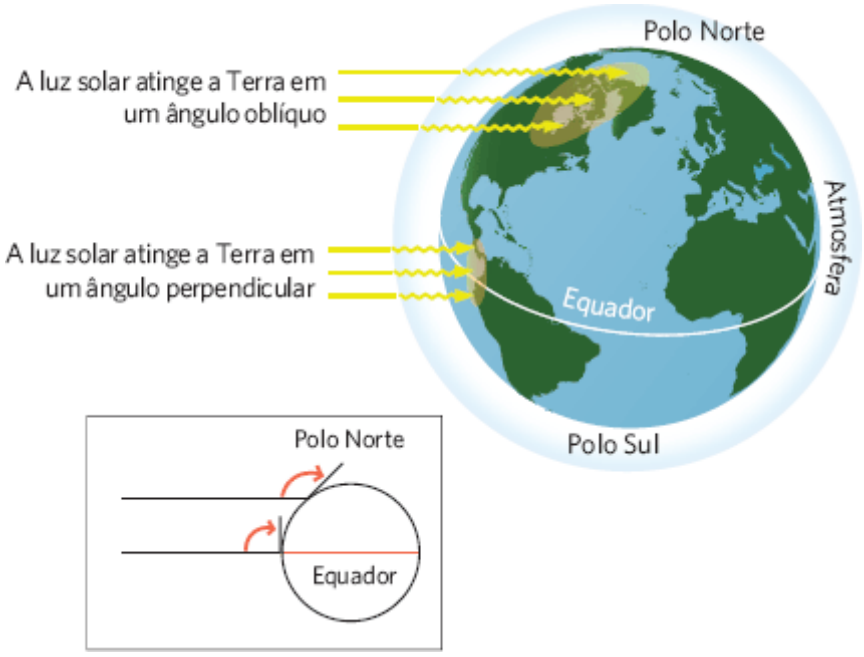


Figura 5.2 Aquecimento desigual da Terra. Quando o Sol está diretamente sobre o equador, seus raios atravessam menos atmosfera e se espalham sobre uma área menor. Entretanto, próximo aos polos, os raios do Sol devem percorrer uma parte maior da atmosfera e se espalham sobre uma área maior.

A intensidade da radiação solar que atinge uma área também depende do ângulo dos raios do Sol. Analisando novamente a Figura 5.2, podemos observar que quando o Sol está posicionado diretamente acima do equador, os raios do Sol atingem a Terra em um ângulo reto. Isto faz com que uma grande quantidade de energia solar atinja uma pequena área. Por outro lado, próximo aos polos, os raios do Sol atingem a Terra em um ângulo oblíquo, o que faz com que a energia solar se espalhe sobre uma área maior. Em consequência, a superfície da Terra recebe mais energia por metro quadrado próximo ao equador do que próximo aos polos. Você pode replicar esse fenômeno ao iluminar uma grande bola com uma lanterna. Se você apontar a lanterna para o meio da bola, observará um pequeno círculo de luz intensa. Entretanto, se em

seguida você girar a lanterna de modo que ela seja apontada para próximo do topo ou da parte inferior da bola, o feixe de luz irá se propagar sobre uma área maior e essa luz será menos intensa por unidade de área.

Finalmente, algumas superfícies do globo refletem a energia solar mais do que outras. Objetos de cores claras refletem uma porcentagem mais alta de energia solar do que os objetos de cor escura, que absorvem a maior parte da energia que os atinge. Por exemplo, o asfalto absorve de 90 a 95% da energia solar total que atinge sua superfície, o que explica por que o pavimento asfáltico se torna tão quente em uma tarde de verão ensolarada. Por outro lado, as plantações refletem de 10 a 25% da energia solar total que atinge a sua superfície, e a neve fresca reflete de 80 a 95%. A fração da energia solar refletida por um objeto é o seu **albedo**. Como podemos ver na Figura 5.3, quanto mais energia solar é refletida, mais alto é o albedo.

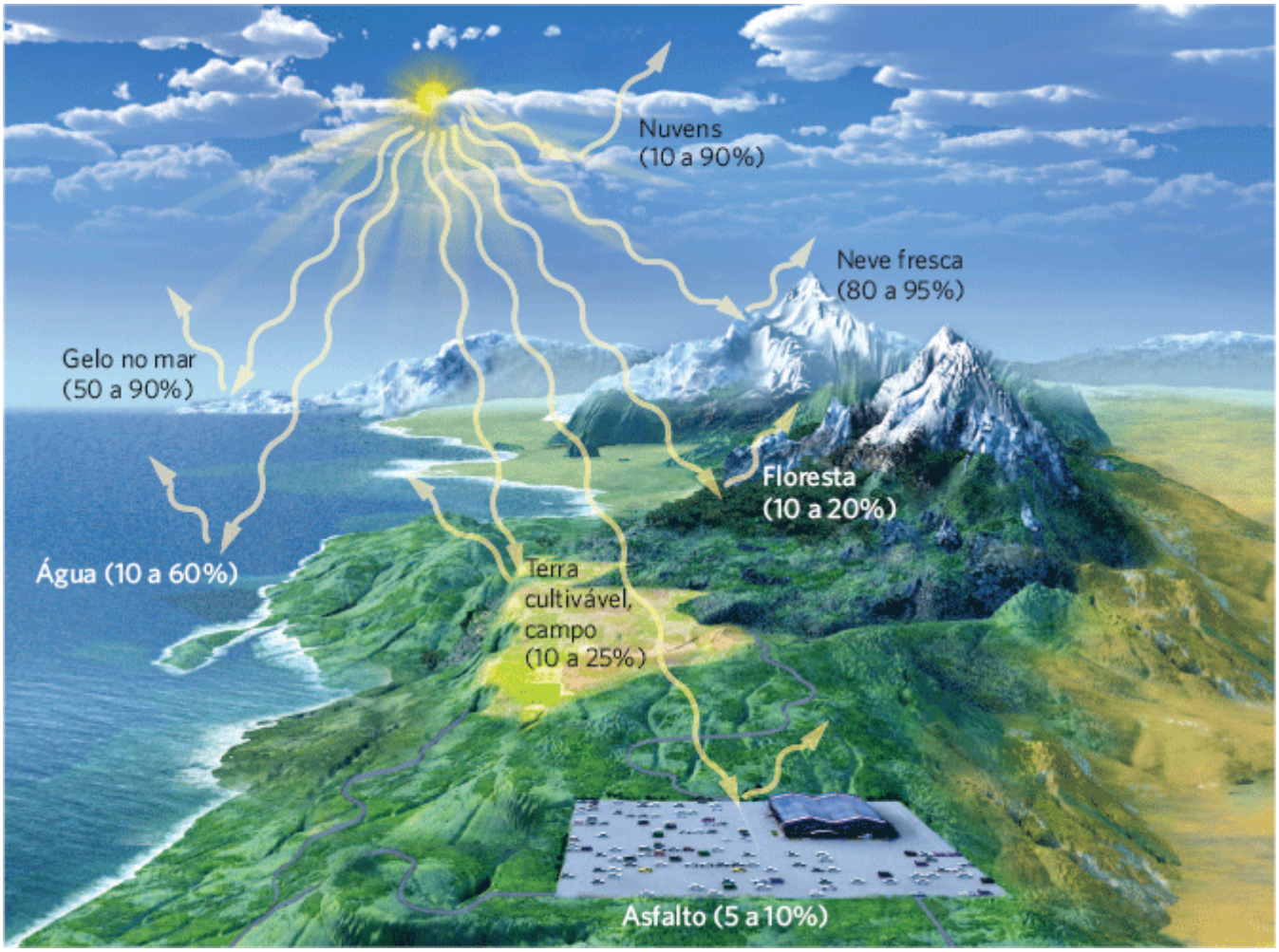


Figura 5.3 Efeito Albedo. Os objetos de cores claras, como a neve fresca, refletem uma alta porcentagem da energia solar que os atinge, e objetos de cores escuras refletem muito pouco. O albedo médio da Terra é de 30%.

O aquecimento desigual da Terra explica o padrão geral das temperaturas em declínio à medida que caminhamos do equador para os polos. No equador, os raios do Sol perdem menos energia para a atmosfera, a energia solar é espalhada sobre uma área menor, e o baixo albedo das florestas de coloração escura causa a absorção de uma grande parte dessa energia. Entretanto, próximo dos polos, os raios do Sol perdem muito mais da sua energia para a atmosfera, a energia solar é espalhada sobre uma área maior, e o alto albedo das terras recobertas pela neve causa a reflexão de uma grande parte dessa energia, o que ajuda a explicar por que os números das zonas de robustez das plantas que discutimos no início deste capítulo em geral diminuem à medida que você se move para as latitudes mais altas.

AQUECIMENTO SAZONAL DA TERRA

A relação entre o Sol e a Terra também causa diferenças sazonais nas temperaturas na Terra. O eixo da Terra está inclinado em 23,5° em relação à trajetória que a Terra segue em sua órbita ao redor do Sol. A Figura 5.4 mostra como essa inclinação afeta o aquecimento sazonal da Terra. Durante o equinócio de março, o Sol está diretamente sobre o equador. À medida que nos aproximamos do solstício de junho, a órbita e a inclinação da Terra fazem com que o Sol esteja diretamente sobre a latitude 23,5° N, que também é conhecida como o Trópico de Câncer. Em setembro, o Sol encontra-se mais uma vez diretamente sobre o equador, e em dezembro o Sol encontra-se diretamente sobre a latitude 23,5° S, também conhecida como o Trópico de Capricórnio.

À medida que orbita em torno do Sol, a inclinação da Terra faz com que o Hemisfério Norte receba mais energia solar entre março e setembro do que o Hemisfério Sul. Durante esse tempo, o período diurno no Hemisfério Norte é maior que o período noturno, e o ângulo do Sol é de 90° em algum ponto do Hemisfério Norte. Isso significa que uma radiação solar mais intensa é produzida por unidade de área e durante um período de tempo mais longo. Entre o equinócio do outono em setembro e o equinócio da primavera em março, a situação se reverte e o Hemisfério Sul tem dias mais longos e recebe mais energia solar direta do que o Hemisfério Norte. A latitude que recebe os raios mais diretos do Sol, conhecida como **equador solar**, se desloca o ano todo – da latitude 23,5° N em junho até a latitude 23,5° S em dezembro. Essas são as latitudes mais quentes na Terra e são conhecidas como as latitudes tropicais.

As mudanças sazonais na temperatura variam à medida que a Terra traça sua trajetória anual ao redor do Sol. Embora as temperaturas médias dos meses mais quentes e mais frios nos trópicos difiram em tão pouco quanto 2°C a 3°C, nas latitudes mais altas no Hemisfério Norte as temperaturas médias mensais variam cerca de 30°C ao longo do ano e as temperaturas extremas variam mais de 50°C anualmente.

Albedo A fração da energia solar refletida por um objeto.

Equador solar A latitude que recebe os raios mais diretos do Sol.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Regressões

Como discutimos, as latitudes mais próximas do equador recebem mais radiação solar do que as mais próximas dos polos. Devido a isso, as latitudes mais baixas também devem ter temperaturas mais quentes do que as mais altas. De fato, a compreensão sobre a natureza desta relação nos ajuda a determinar exatamente quanto a temperatura é alterada com a latitude. Quando desejamos saber como uma variável é alterada em relação a outra, utilizamos uma ferramenta estatística denominada **regressão**. No Capítulo 4, observamos que uma correlação determina se existe uma relação entre duas variáveis. Uma regressão determina se existe uma relação e também descreve a natureza daquela relação.

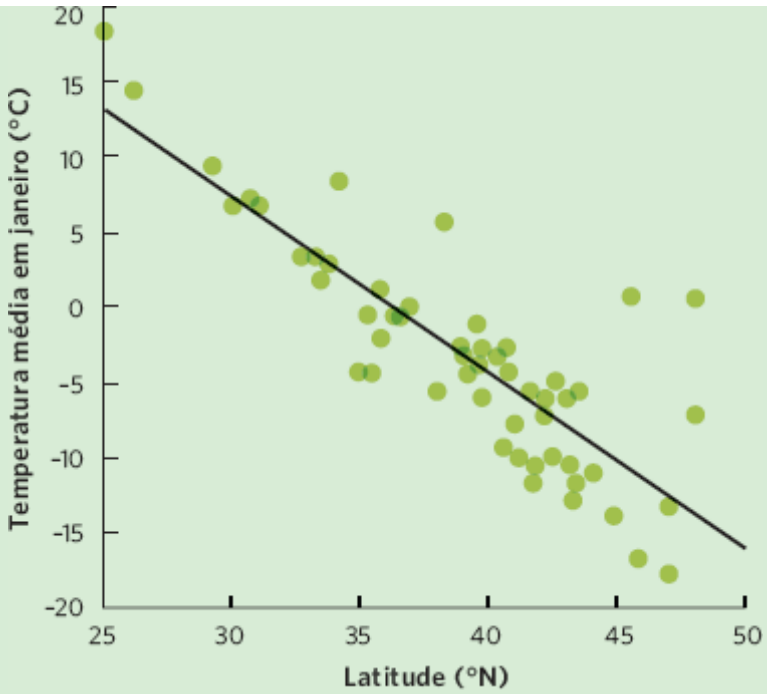
Para ajudar a ilustrar essa ideia, podemos utilizar dados sobre a temperatura média em janeiro de 56 cidades em todos os EUA, abrangendo as latitudes dos 48 estados contíguos. Se plotarmos a relação entre a latitude e as temperaturas médias das cidades em janeiro, obtemos o gráfico a seguir:

Nesse caso, a relação entre as duas variáveis segue uma linha reta; traçamos uma linha de melhor ajuste da distribuição dos dados. Essa é uma reta de regressão, porque ela representa a relação entre as duas variáveis. Ela nos informa a respeito da natureza da relação pela inclinação e pelo intercepto da reta. Em relação a esses dados, a regressão pode ser descrita usando a equação de uma linha reta, em que Y é a variável dependente, X é a independente, m é a inclinação da reta e b é o intercepto de Y da reta no ponto onde $X = 0$. Nesse exemplo, a inclinação é $-1,2$ e o intercepto é 43:

$$Y = mX + b$$
$$\text{Temperatura} = -1,2 \times \text{Latitude} + 43$$

Essa equação de regressão nos informa que para cada 1 grau de aumento na latitude, a temperatura média em janeiro diminui de 1,2°C. Observe que enquanto a forma mais simples de uma regressão é uma linha reta, as linhas de regressão também podem ser curvilíneas.

EXERCÍCIO Com base na relação entre a latitude e a temperatura, utilize a equação de regressão para estimar a temperatura média em janeiro nas latitudes 10, 20 e 30°.



Regressão Uma ferramenta estatística que determina se existe uma relação entre duas variáveis e que também descreve a natureza dessa relação.

Aquecimento desigual da Terra determina as correntes de ar na atmosfera

O aquecimento desigual da Terra auxilia na determinação das **correntes de convecção atmosféricas**, que são as circulações de ar entre a superfície da Terra e a atmosfera. Os padrões de circulação do ar desempenham um papel importante na localização das florestas tropicais, dos desertos e das pradarias em todo o mundo. Nesta seção, iremos explorar como a interação do aquecimento desigual da Terra e as propriedades do ar criam correntes de convecção atmosféricas.

PROPRIEDADES DO AR

Quatro propriedades do ar influenciam as correntes de convecção atmosféricas: densidade, ponto de saturação do vapor de água, aquecimento ou resfriamento adiabático e liberação de calor latente.

Correntes de convecção atmosféricas As circulações de ar entre a superfície da Terra e a atmosfera.

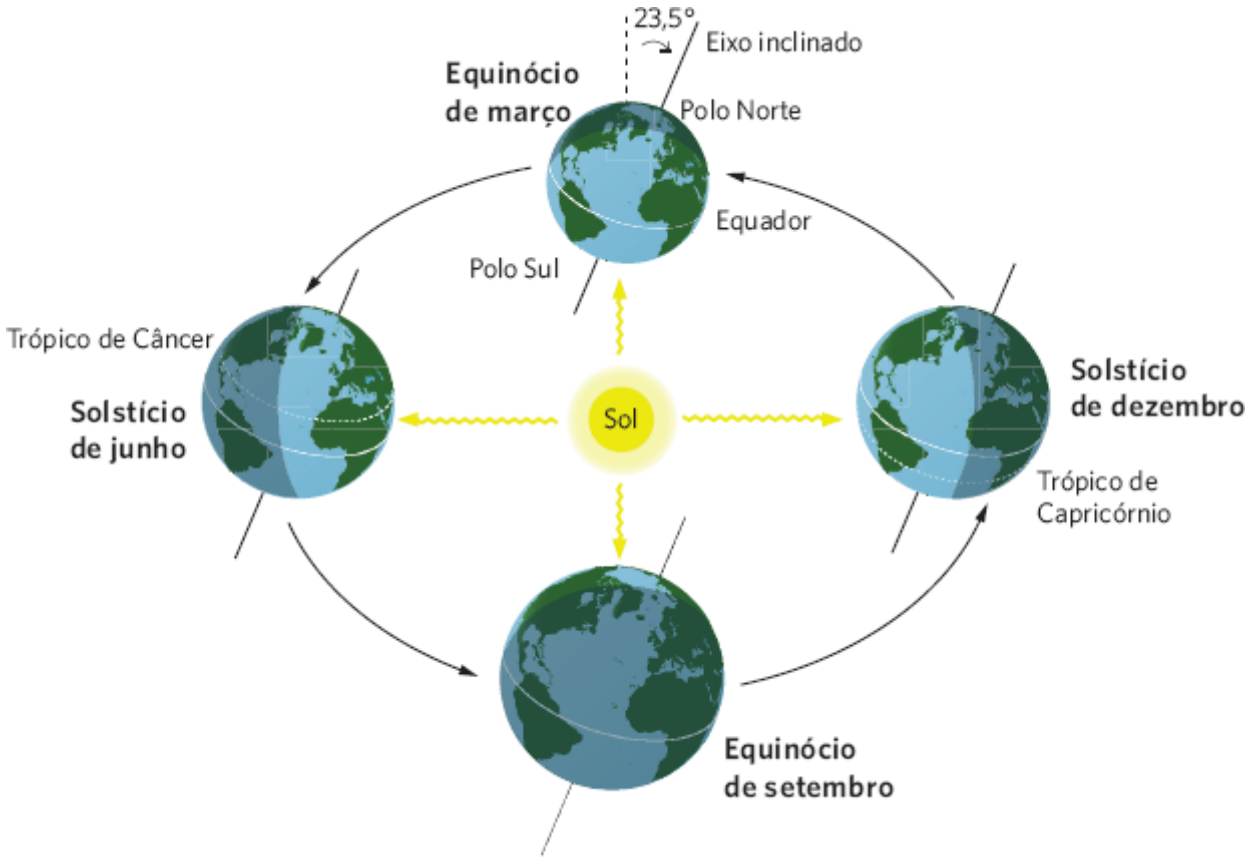


Figura 5.4 Aquecimento sazonal da Terra. O eixo central da Terra está inclinado em 23,5º. Em virtude da inclinação, o Hemisfério Norte recebe a luz solar mais direta durante o solstício de junho e o Hemisfério Sul durante o solstício de dezembro. As localizações próximas do equador recebem a luz solar mais direta durante os equinócios de março e setembro.

Assim como todos os gases, quando o ar é aquecido, ele se expande e se torna menos denso. Quando o ar próximo da superfície da Terra se aquece, ele se torna menos denso que o ar acima dele. Isso faz o ar quente próximo à superfície da Terra subir.

O gráfico na Figura 5.5 mostra a relação entre a temperatura do ar e a quantidade máxima de vapor de água que o ar é capaz de conter. À medida que a temperatura do ar aumenta, sua capacidade de conter o vapor de água – a forma gasosa da água – aumenta. Embora a capacidade de conter a água aumente nas temperaturas mais altas, sempre existe um limite, conhecido como **ponto de saturação**. Quando o conteúdo de vapor de água do ar excede o ponto de saturação, o excesso se condensa e muda de fase para água líquida ou gelo. Quando o conteúdo de vapor de água encontra-se abaixo do ponto de saturação, a água líquida ou o gelo podem ser convertidos em vapor de água. Por exemplo, a 30°C, o ar pode conter até 30 g de vapor de água por m^3. O ar que contém a quantidade máxima de vapor de água alcançou o seu ponto de saturação. Se o ar a 30°C se resfriar para 10°C, o ponto de saturação do ar diminuirá para 10 g de vapor de água por m^3. Como resultado, o excesso de vapor muda de fase para água líquida ou gelo, e produz nuvens e precipitação.

Se você vive em uma região com água abundante, provavelmente espera que os dias quentes de verão sejam úmidos. A evaporação do solo e dos corpos de água próximos, bem como a transpiração das plantas, adicionam vapor de água ao ar. Entretanto, se você vive em uma região mais seca, como um deserto, você sabe que os dias mais quentes não são úmidos; uma escassez de água evita que a atmosfera se torne saturada, e as plantas e os animais enfrentam a ameaça de perder muita água corporal preciosa para a atmosfera. Sob essas condições, as plantas fecham seus estômatos, o que reduz a quantidade de água que pode ser transferida para a atmosfera via transpiração.

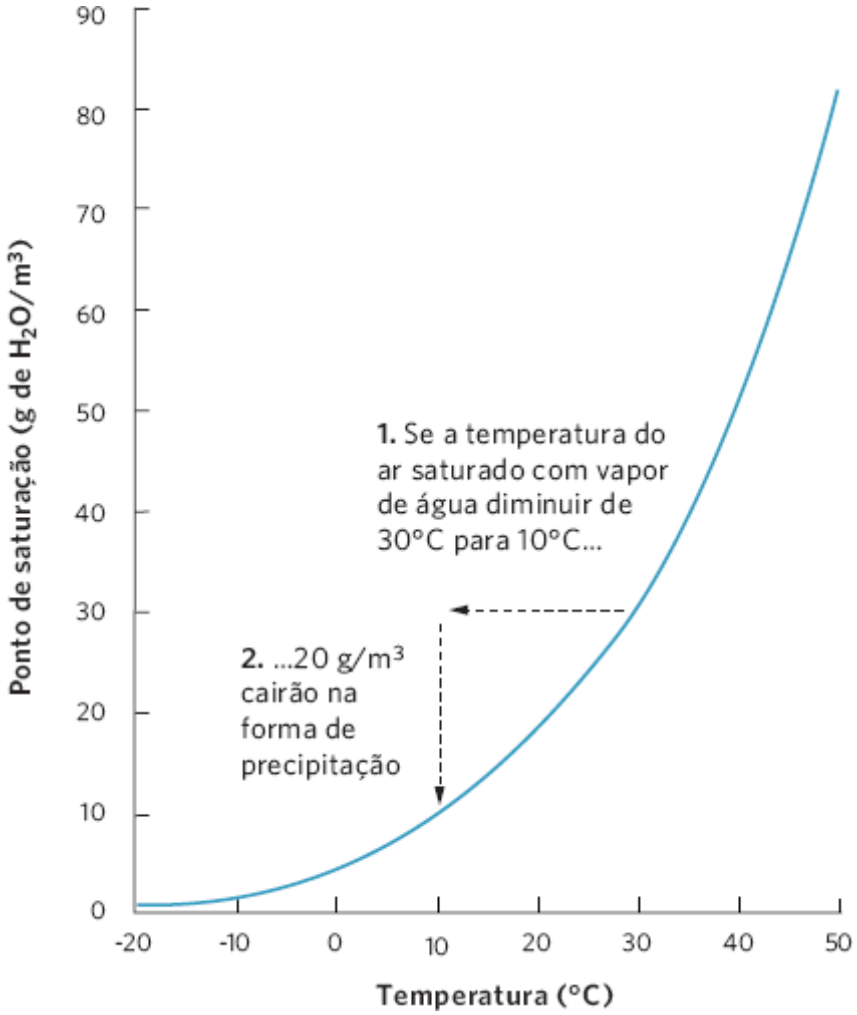


Figura 5.5 Ponto de saturação do vapor de água no ar. À medida que a temperatura do ar aumenta, o ar é capaz de conter quantidades maiores de vapor de água.

Ponto de saturação O limite da quantidade de vapor de água que o ar consegue conter.

A relação entre a temperatura e a saturação do vapor de água afeta os padrões de evaporação e a precipitação em todo o mundo. Isso, em combinação com as correntes de ar, determina a distribuição dos ambientes úmidos e secos.

O movimento do ar em resposta às alterações na pressão também influencia as correntes de convecção. Próximo da superfície da Terra, a força gravitacional puxa todas as moléculas na atmosfera mais para perto da superfície. Um aumento na quantidade de moléculas causa um aumento na pressão do ar próximo da superfície da Terra. À medida que nos movemos para cima na atmosfera, o ar contém menos moléculas, o que reduz a pressão do ar. Como resultado, quando o ar se move entre a superfície da Terra e a atmosfera, ele sofre mudanças de pressão.

A pressão do ar está relacionada com a frequência das colisões entre suas moléculas, o que também influencia a temperatura. Taxas de colisão mais baixas causam temperaturas mais baixas. Assim, quando o ar se move para cima na atmosfera e sofre uma pressão mais baixa, se expande e a temperatura diminui – um processo conhecido como **resfriamento adiabático**. Por outro lado, quando o ar se move para baixo e sofre uma pressão mais alta, é comprimido e a temperatura aumenta, em um processo conhecido como **aquecimento adiabático**.

A última propriedade do ar a ser considerada é a liberação de calor. Como podemos relembrar de nossa discussão das propriedades térmicas da água no Capítulo 2, a conversão da água líquida em vapor de água necessita de uma grande quantidade de energia. No processo inverso, conhecido como **liberação de calor latente**, o vapor de água convertido de volta em líquido libera energia na forma de calor. A liberação de calor latente é significativa, pois sempre que o vapor de água exceder o seu ponto de saturação, a condensação causará uma liberação de calor que aquece o ar circundante.

FORMAÇÃO DE CORRENTES DE CONVECÇÃO ATMOSFÉRICAS

As diferenças no clima são determinadas, em parte, por padrões de circulação do ar mundiais. Vamos olhar para o equador durante os equinócios de março ou setembro. Como podemos observar na Figura 5.6, a energia solar aquece o ar na superfície da Terra. Esse aquecimento faz o ar se expandir e subir. À medida que o ar sobe para regiões de menor pressão atmosférica, ele expande. A temperatura do ar em seguida é resfriada por meio do mecanismo de resfriamento adiabático. Esse ar resfriado tem uma capacidade reduzida de conter o vapor de água, de modo que o excesso de vapor de água se condensa e cai novamente sobre a Terra na forma de chuva. Esse processo, no qual o ar da superfície aquece, sobe e libera excesso de vapor de água na forma de chuva, é o motivo primário pelo qual as latitudes próximas do equador em geral apresentam grandes quantidades de chuva.

Retornando à Figura 5.6, podemos observar que quando o vapor de água se condensa, isso causa a liberação do calor latente, que aquece ainda mais o ar em elevação intensificando o movimento do ar para cima, a condensação e a chuva. À medida que a pressão do ar continua a cair com a elevação da altitude, a temperatura do ar continua a diminuir. Nessa altitude, o ar frio e seco é continuamente empurrado por baixo pelo ar ascendente e começa a se mover horizontalmente em direção aos polos.

O movimento do ar para cima é a força determinante das correntes de convecção atmosférica, mas ela é apenas a primeira de uma série de etapas no processo. Assim que o ar frio e seco é deslocado horizontalmente em direção aos polos, ele começa a afundar de volta em direção à Terra aproximadamente nas latitudes 30° N e 30° S. Como a Figura 5.6 mostra, esse ar desce em direção à Terra onde o aumento da pressão causa sua compressão. À medida que o ar é comprimido, ele sofre o aquecimento adiabático e a diminuição da umidade. Na ocasião em que o ar desce de volta para a superfície da Terra, ele está quente e seco. Isso explica por que muitos dos principais desertos do mundo – que são caracterizados pelo ar quente e seco – estão localizados aproximadamente nas latitudes 30° N e 30° S. Após esse ar quente e seco atingir o solo, ele flui de volta em direção ao equador, completando o ciclo de circulação do ar. As duas células de circulação do ar entre o equador e as latitudes 30° N e 30° S são conhecidas como **células de Hadley**. A área na qual as duas células de Hadley convergem e causam grandes quantidades de precipitação é conhecida como a **zona de convergência intertropical (ZCIT)**.

A luz intensa no equador solar determina as células de Hadley e a ZCIT, causando a elevação do ar aquecido e a precipitação na forma de chuva. Como observamos em nossa discussão anterior sobre o aquecimento sazonal desigual da Terra, sabemos que o equador solar se desloca durante todo o ano, desde a latitude 23,5° N em junho até a latitude 23,5° N em dezembro. Como a latitude do equador solar determina a latitude da ZCIT, a latitude da ZCIT também se desloca durante todo o ano. Isso significa que o movimento sazonal do equador solar influencia os padrões sazonais de chuva. O movimento sazonal da ZCIT entre o Trópico de Câncer e o Trópico de Capricórnio leva a uma estação chuvosa pronunciada sobre a maior parte dos trópicos e subtrópicos. Por outro lado, as latitudes próximas do equador apresentam duas estações chuvosas pronunciadas, porque a ZCIT passa sobre o equador em março e setembro.

Resfriamento adiabático O efeito de resfriamento pela redução da pressão sobre o ar à medida que ele sobe na atmosfera e se expande.

Aquecimento adiabático O efeito de aquecimento pelo aumento da pressão sobre o ar à medida que ele desce em direção à superfície da Terra e se comprime.

Liberação de calor latente Quando o vapor de água é convertido de volta em líquido, a água libera energia na forma de calor.

Células de Hadley As duas células de circulação do ar entre o equador e as latitudes 30° N e 30° S.

Zona de convergência intertropical (ZCIT) A área na qual as duas células de Hadley convergem, causando grandes quantidades de precipitação.

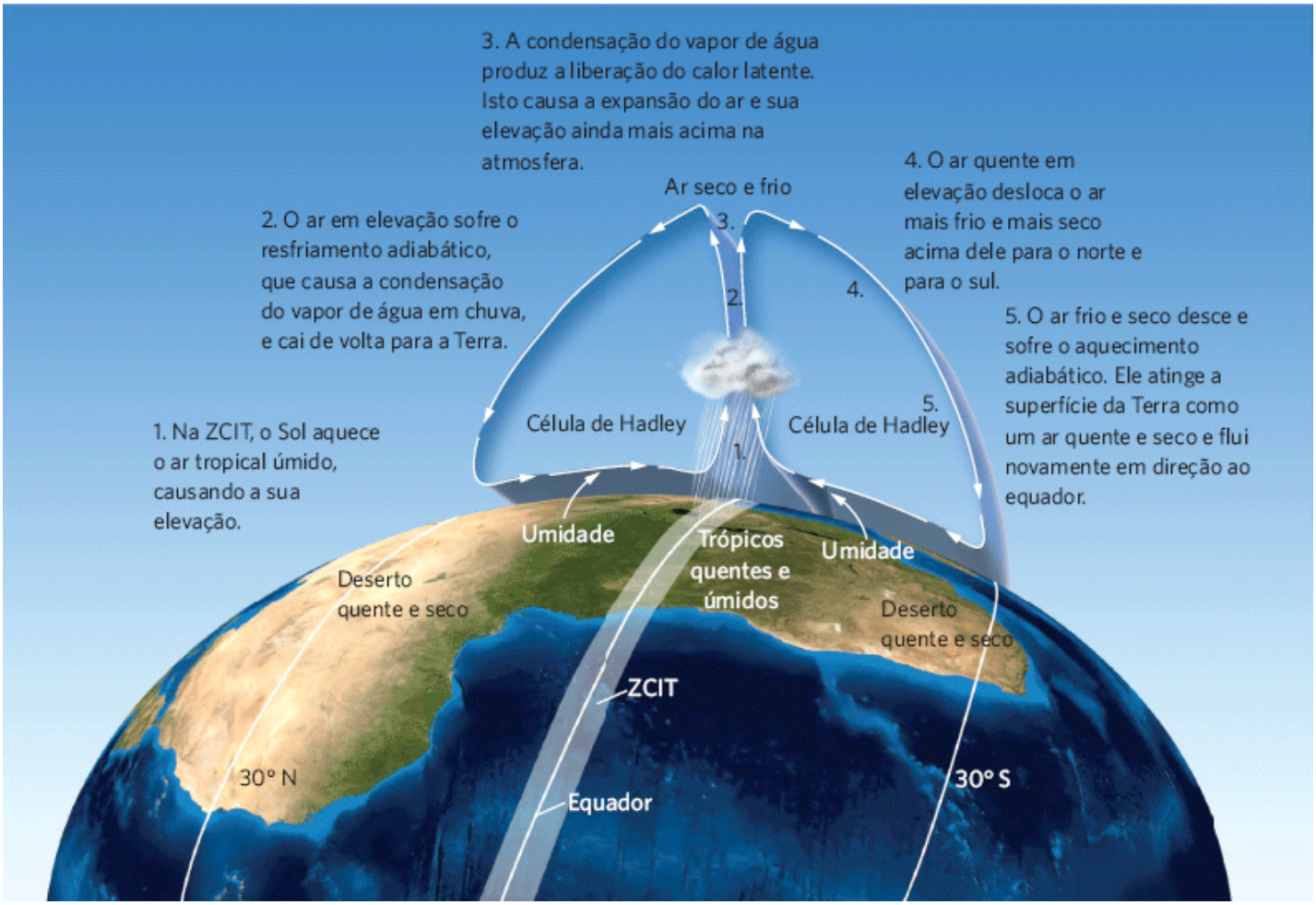


Figura 5.6 Circulação do ar nas células de Hadley. Neste exemplo, o Sol encontra-se diretamente sobre o equador, o que ocorre durante os equinócios de março e setembro. Na latitude que recebe o Sol mais diretamente, uma coluna de ar quente sobe e a zona de convergência intertropical (ZCIT) deixa cair a sua precipitação. Após se elevar por mais de 10 km na atmosfera, o ar, agora frio e seco, circula de volta para a Terra aproximadamente nas latitudes 30° N e 30° S.

Você pode ver o efeito do movimento da ZCIT na Figura 5.7 examinando os padrões de chuva entre três locais no Hemisfério Ocidental. A cidade de Mérida, no México, encontra-se aproximadamente a 20° N do equador. A convergência intertropical atinge Mérida apenas em junho, e esse é motivo pelo qual junho é a estação chuvosa em Mérida. Em comparação, o Rio de Janeiro, no Brasil, encontra-se aproximadamente na latitude 20° S. A convergência intertropical atinge o Rio de Janeiro em dezembro, que é o meio da estação chuvosa para aquela cidade. Próximo ao equador, em Bogotá, na Colômbia, a ZCIT passa sobre o local duas vezes a cada ano, durante os equinócios de março e setembro. Por isso Bogotá tem duas estações chuvosas.

O padrão de circulação do ar próximo do equador também ocorre próximo dos dois polos. Aproximadamente nas latitudes 60° N e 60° S, o ar sobe na atmosfera e a umidade cai. O ar frio e seco em seguida se move em direção aos polos e desce de volta a Terra aproximadamente nas latitudes 90° N e 90° S. Esse ar em seguida se move próximo ao solo na direção das latitudes 60° N e 60° S, onde novamente sofre elevação. As correntes de convecção atmosféricas que transportam o ar entre as latitudes de 60° e 90° são denominadas **células polares**.

Entre as células de Hadley e as células polares, aproximadamente nas latitudes de 30° a 60°, encontra-se uma área de circulação de ar sem correntes de convecção distintas. Nesse intervalo de latitudes no Hemisfério Norte – que inclui uma grande parte dos EUA, Canadá, Europa e Ásia Central –parte do ar aquecido das células de Hadley que desce na latitude de

30° viaja em direção ao Polo Norte, e parte do ar frio das células polares que está viajando em direção à latitude de 60° se move em direção ao equador. O movimento de ar nessa região também auxilia na redistribuição do ar quente dos trópicos e do ar frio das regiões polares pelas latitudes médias.

A região entre as células de Hadley e as células polares pode apresentar alterações dramáticas na direção do vento, e, portanto, pode sofrer grandes flutuações na temperatura e na precipitação. Entretanto, os ventos em geral se movem de oeste para leste. Essa direção do vento contribui para as condições mais quentes na costa oeste da América do Norte do que na costa leste, como você pode ver nas zonas de robustez das plantas.

Células polares As correntes de convecção atmosféricas que transportam o ar entre as latitudes 60° e 90° nos Hemisférios Norte e Sul.

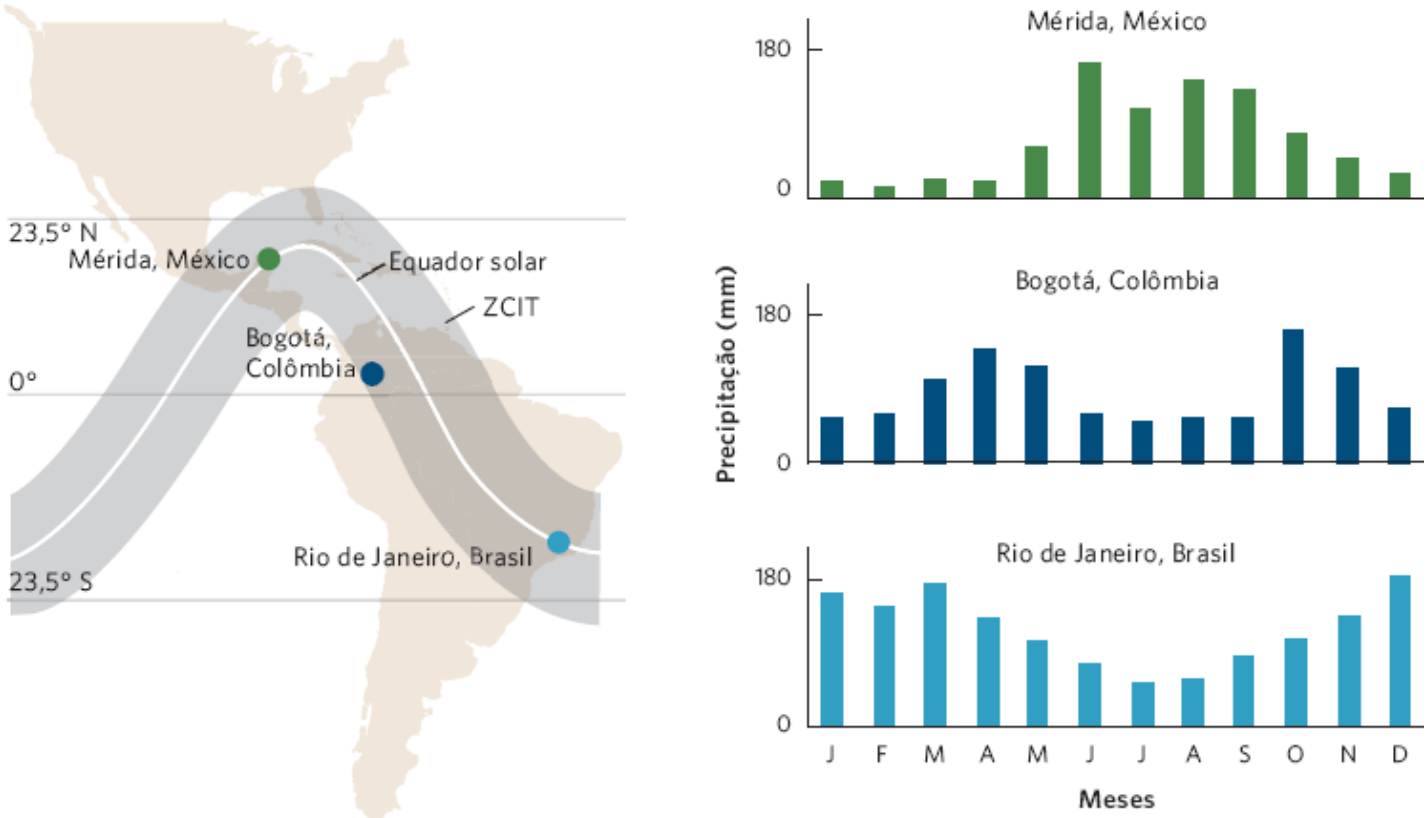


Figura 5.7 Estações chuvosas e a ZCIT. À medida que o equador solar se movimenta durante todo o ano, a ZCIT também se movimenta. Como resultado, as latitudes ao norte e ao sul do equador têm uma única estação chuvosa distinta, enquanto as latitudes próximas do equador têm duas estações chuvosas.

ROTAÇÃO DA TERRA E EFEITO CORIOLIS

As células de Hadley e as células polares são importantes determinantes da direção dos ventos na Terra. Entretanto, a direção do vento também é afetada pela velocidade da rotação da Terra, que muda com a latitude.[1] A Terra completa uma única rotação em 24 h. Como a circunferência do planeta no equador é muito maior do que a circunferência próxima aos polos, a velocidade de rotação é mais rápida no equador. Como mostrado na Figura 5.8, um objeto no equador gira a 1.670 km/h, a 30° N gira a 1.445 km/h, e um objeto a 80° N gira a 291 km/h.

As diferentes velocidades de rotação desviam a circulação do ar na superfície nas células de Hadley e polares. Imagine você ficar em pé no Polo Norte e atirar uma bola de beisebol diretamente para o sul em direção ao equador, como mostrado na Figura 5.9. Enquanto a bola está voando pelo ar, o planeta continua a girar, consequentemente a bola não aterrissa diretamente ao sul no equador. Em vez disso, ela viaja ao longo de uma trajetória que parece se desviar para o oeste. De fato, a bola está percorrendo uma linha reta,[2] mas como o planeta gira enquanto a bola está em movimento, a bola aterrissa a oeste de seu alvo pretendido. Em relação ao planeta, a trajetória da bola aparece defletida. A deflexão da trajetória de um objeto em virtude da rotação da Terra é conhecido como **efeito Coriolis**.

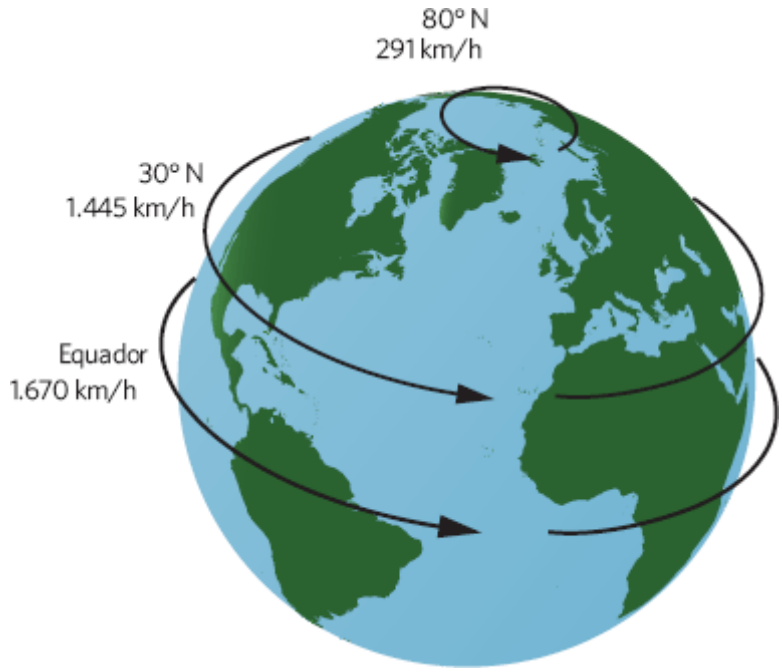


Figura 5.8 Velocidade de rotação da Terra. Um objeto que se situa no equador viaja a uma velocidade muito mais alta para completar uma rotação em 24 h do que os objetos nas latitudes mais altas.

Efeito Coriolis A deflexão da trajetória de um objeto em virtude da rotação da Terra.

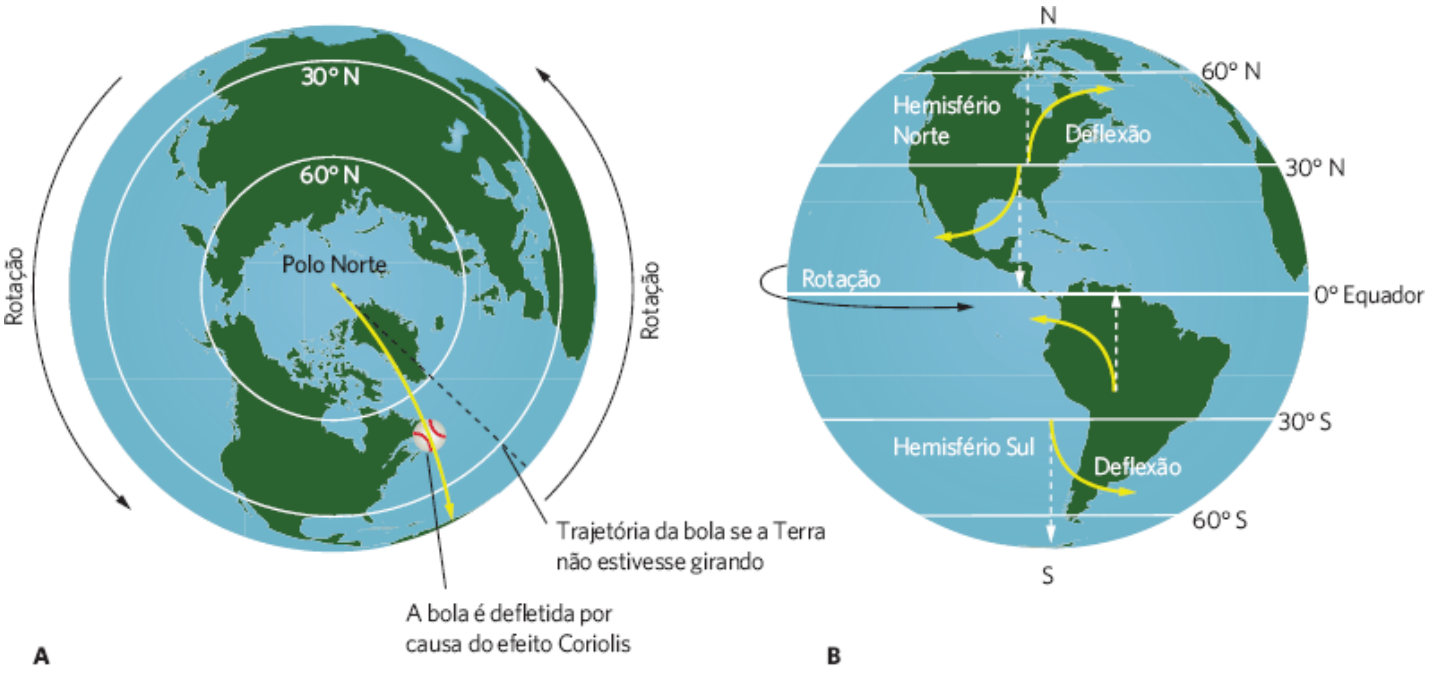


Figura 5.9 O efeito Coriolis. **A.** Como a Terra gira, a trajetória de qualquer objeto que viaja para o norte ou para o sul é defletida. **B.** Essa deflexão faz com que as correntes de ar predominantes ao longo da superfície da Terra sejam igualmente defletidas.

A trajetória defletida da bola em nosso exemplo mimetiza o efeito Coriolis sobre o movimento do ar para o norte ou para o sul. Por exemplo, as células de Hadley ao norte do equador transportam o ar ao longo da superfície do norte para o sul. Como podemos observar na Figura 5.10, o efeito Coriolis faz essa trajetória se desviar de forma que ela se desloca de nordeste para sudoeste. Esses ventos são conhecidos como *ventos alísios de nordeste*. Abaixo do equador, as células de Hadley estão transportando o ar sobre a superfície do sul para o equador. O efeito Coriolis faz essa trajetória se desviar de tal maneira que ela se move de sudeste para noroeste. Esses ventos são conhecidos como *ventos alísios de sudeste*. Um fenômeno similar ocorre nas células polares. Nas latitudes entre as células de Hadley e as células polares, a direção do vento pode ser consideravelmente variável. Entretanto, esses ventos geralmente se movem para longe do equador e em direção aos polos, sendo desviados pelo efeito Coriolis. Isso causa os ventos conhecidos como *ventos de oeste* (*westerlies*). Portanto, o tempo[3] nas latitudes intermediárias tende a se mover de oeste para leste. Ao considerarmos o efeito Coriolis, a regra geral é que os ventos de superfície são defletidos para a direita no Hemisfério Norte e para a esquerda no Hemisfério Sul.

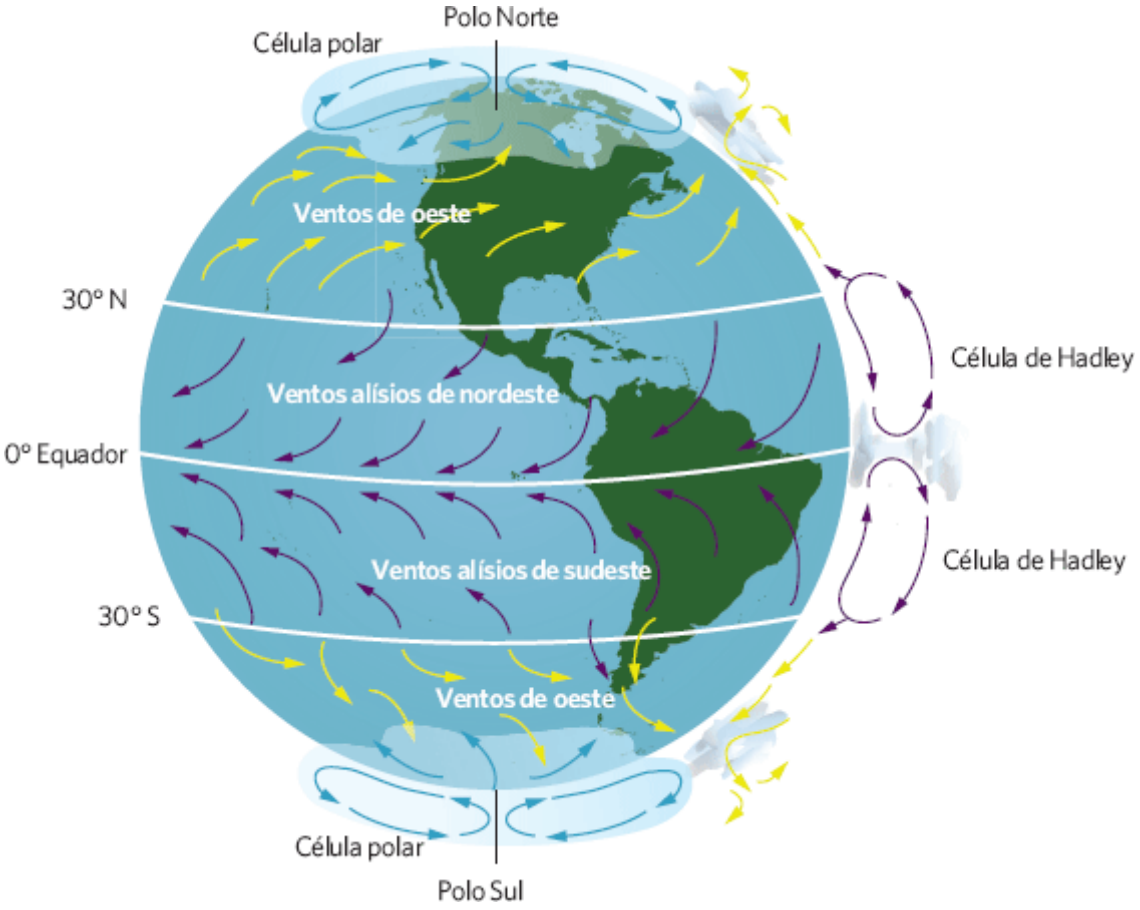


Figura 5.10 Padrões de circulação do ar na Terra. Por meio de uma combinação de correntes de convecção atmosférica e do efeito Coriolis, diferentes latitudes têm ventos predominantes que viajam em direções diferentes.

Correntes oceânicas também afetam a distribuição dos climas

Assim como as correntes de ar, as correntes oceânicas distribuem o aquecimento de forma desigual pelas águas da Terra e, portanto, influenciam a localização dos diferentes climas. A Figura 5.11 mostra alguns padrões gerais de circulação: a água tropical quente circula para cima através do lado oeste das bacias oceânicas em direção aos polos, e a água polar fria circula para baixo pelo lado leste das bacias oceânicas em direção aos trópicos. Muitos fatores criam essas correntes, incluindo o aquecimento desigual, o efeito Coriolis, as direções dos ventos predominantes, a topografia das bacias oceânicas e as diferenças na salinidade. Nesta seção, examinaremos os fatores geradores das principais correntes oceânicas, incluindo os *giros* e a *ressurgência*. Em seguida, investigaremos como as mudanças naturais nas correntes oceânicas podem ter grandes efeitos sobre os climas globais por meio de um processo conhecido como *El Niño–Oscilação Sul*. Finalmente, iremos explorar a circulação oceânica termo-halina, uma corrente oceânica profunda que pode levar centenas de anos para concluir uma única trajetória ao redor do globo.

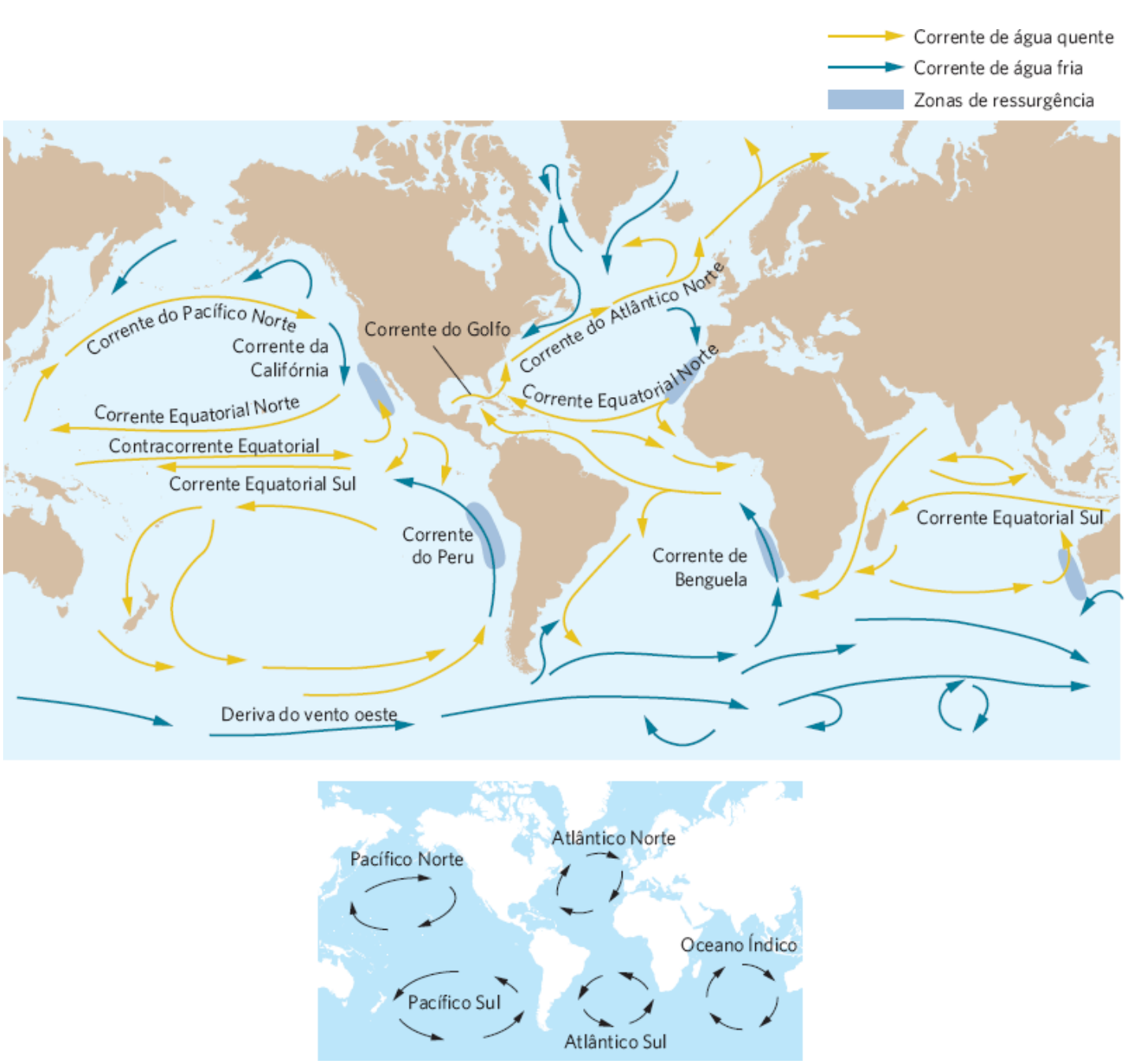


Figura 5.11 Correntes oceânicas. As correntes oceânicas circulam como resultado do aquecimento desigual, do efeito Coriolis, dos ventos predominantes e da topografia das bacias oceânicas. Cada uma das cinco grandes bacias oceânicas contém um giro. Esses giros são determinados pelos ventos alísios nos trópicos e pelos ventos de oeste nas latitudes médias. Isso produz um padrão de circulação em sentido horário no Hemisfério Norte e anti-horário no Hemisfério Sul. Ao longo das costas oeste de muitos continentes, as correntes divergem e causam a ressurgência da água mais profunda e mais fértil.

GIROS

Observamos como as regiões tropicais da Terra recebem mais luz solar direta do que as regiões em latitudes mais altas. Isso faz com que as águas oceânicas próximas do equador em geral sejam mais quentes do que as águas oceânicas nas latitudes mais altas. Em virtude do aquecimento desigual, as águas tropicais se expandem à medida que aquecem. Essa expansão faz com que a água próxima do equador seja aproximadamente 8 cm mais alta em elevação do que a água nas latitudes intermediárias. Embora essa diferença possa parecer pequena, é suficiente para que a força da gravidade cause um movimento da água para longe do equador.

Ao redor do globo, os padrões de circulação oceânica também são afetados pelas direções predominantes de vento e pelo efeito Coriolis. Ao norte do equador, por exemplo, os ventos alísios de nordeste empurram a água da superfície do nordeste para o sudoeste. Ao mesmo tempo, as forças de Coriolis desviam as correntes oceânicas para a direita. A combinação das duas forças faz com que a água tropical acima do equador se desloque do leste para o oeste. A topografia das bacias oceânicas, em particular a localização dos continentes, faz as correntes mudarem sua direção. Nas latitudes médias, os ventos de oeste empurram as águas da superfície para o nordeste. À medida que isso ocorre, as forças de Coriolis desviam as correntes oceânicas para a direita, fazendo com que as correntes oceânicas se desloquem de oeste para leste nas latitudes médias no Hemisfério Norte. Esses padrões de circulação da água em grande escala entre os continentes

são denominados **giros**. A direção das deflexões causadas pelas forças de Coriolis depende da latitude; os giros se movimentam em sentido horário no Hemisfério Norte e anti-horário no Hemisfério Sul.

Os giros redistribuem a energia transportando tanto as águas oceânicas quentes quanto as frias ao redor do globo. A proximidade dessas águas oceânicas com os continentes pode tornar os continentes consideravelmente mais quentes ou mais frios e, portanto, influenciar os climas terrestres. Por exemplo, a Inglaterra e Newfoundland, no Canadá, se encontram em latitudes similares. Entretanto, a Inglaterra encontra-se próxima a uma corrente de água quente, a Corrente do Golfo, que se origina no Golfo do México, enquanto Newfoundland está próxima a uma corrente de água fria que desce do lado oeste da Groenlândia e desloca a água mais quente da Corrente do Golfo para longe da costa. Em consequência, a Inglaterra tem temperaturas de inverno que são em média 20°C mais quentes do que em Newfoundland.

RESSURGÊNCIA

Qualquer movimento para cima da água oceânica é denominado **ressurgência**. Ilustrada em azul-escuro na Figura 5.11, a ressurgência ocorre em locais ao longo dos continentes nos quais as correntes de superfície se afastam da costa. À medida que a água de superfície se afasta da terra, a água fria do fundo é puxada para cima. Zonas de ressurgência fortes ocorrem na costa oeste dos continentes, onde os giros transportam as correntes de superfície em direção ao equador, e em seguida se desviam dos continentes. À medida que a água da superfície se afasta dos continentes, é substituída por águas das profundezas. Como as águas do fundo tendem a ser ricas em nutrientes, as zonas de ressurgência com frequência são regiões de alta produtividade biológica. Os grandes pesqueiros comerciais estão geralmente localizados nessas zonas.

EL NIÑO–OSCILAÇÃO SUL

Por vezes as correntes oceânicas são muito alteradas, e isso pode afetar as condições climáticas. Um dos exemplos mais bem conhecidos é o **El Niño–Oscilação Sul (ENOS)**, mostrado na Figura 5.12. Durante a maioria dos anos, no Oceano Pacífico Sul, os ventos alísios de sudeste e as forças de Coriolis empurram as águas de superfície da Corrente do Peru, fazendo com que fluam para noroeste ao longo da costa oeste da América do Sul, com a ressurgência da água fria ao longo da costa. Os ventos equatoriais – alimentados pelas altas pressões do ar no Pacífico leste e pelas baixas pressões do ar no Pacífico oeste – em seguida empurram essas águas de superfície para longe da costa no Equador em direção a oeste. À medida que essa água se move para o oeste, se aquece. Essa água aquecida causa tempestades no Pacífico oeste, o que resulta em grandes quantidades de precipitação.

Entretanto, a cada 3 a 7 anos, esta série de eventos é alterada. Na atmosfera, a diferença normal nas pressões do ar é invertida e os ventos equatoriais enfraquecem. Em alguns anos, esses ventos podem até mesmo inverter sua direção. Essa mudança na pressão do ar no Hemisfério Sul é o elemento da Oscilação Sul do ENOS. Com os ventos equatoriais enfraquecidos ou invertidos, as águas quentes da superfície do Pacífico oeste se movem para o leste em direção à América do Sul. Como resultado, a ressurgência de nutrientes é interrompida, e as pescas, normalmente produtivas na área, se tornam muito menos produtivas. A água quente que se acumula também atua como uma fonte de aumento da precipitação nessa região. A água incomumente quente é o elemento El Niño (“o menino”) da ENOS, assim denominado por ocorrer tipicamente perto da época de Natal.

Giro Um padrão de circulação da água em grande escala entre os continentes.

Ressurgência Um movimento para cima da água oceânica.

El Niño–Oscilação Sul (ENOS) As mudanças periódicas nos ventos e nas correntes oceânicas no Pacífico Sul, que causam mudanças meteorológicas em grande parte do mundo.

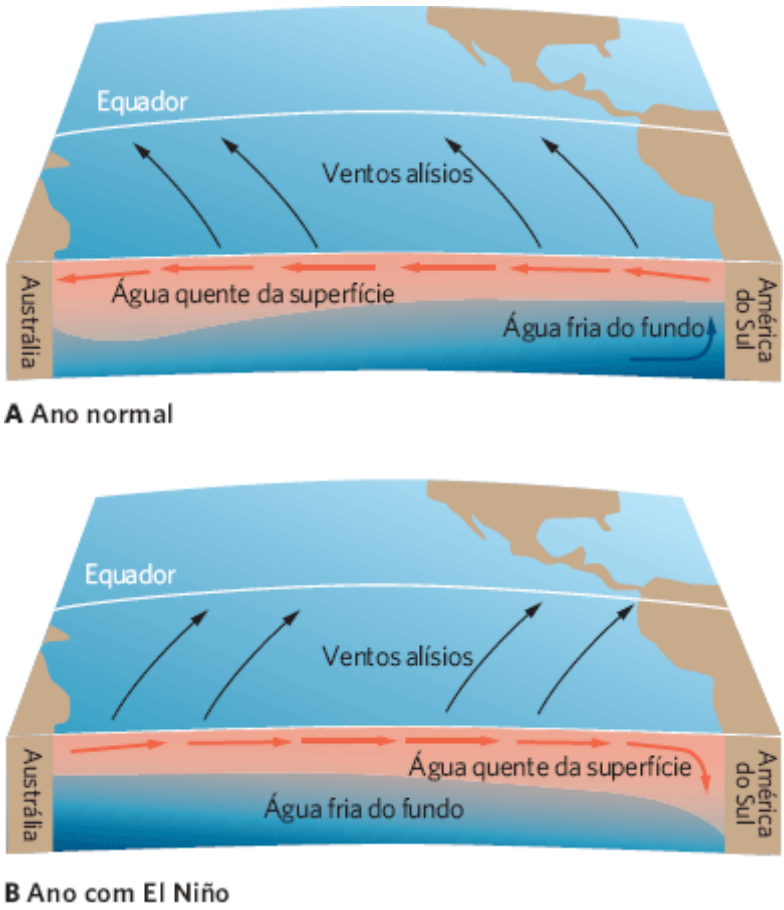


Figura 5.12 El Niño–Oscilação Sul (ENOS). As mudanças na força dos ventos alísios próximo ao equador podem ter impactos importantes sobre os climas do mundo. **A.** Na maioria dos anos, os ventos alísios fortes empurram as águas de superfície quentes para longe da costa oeste da América do Sul. Isso faz com que as águas frias do fundo ressurjam ao longo da costa. **B.** Durante 1 ano de ENOS, os ventos alísios se enfraquecem ou se invertem e a água quente da superfície se desloca de oeste para leste. Como resultado, a água quente se acumula ao longo da costa oeste da América do Sul e evita a ressurgência das águas frias do fundo. Essa mudança na circulação oceânica altera os climas ao redor do mundo.

Como as correntes de ar e água são responsáveis pela distribuição de energia por todo o mundo, os efeitos de um evento ENOS se estendem ao longo de uma grande parte do mundo. Por exemplo, um forte evento de ENOS em 1982 e 1983 interrompeu os pesqueiros e destruiu os leitos de *kelps* na Califórnia, causou danos à reprodução de aves marinhas no Oceano Pacífico Central e matou grandes áreas de corais no Panamá. A precipitação também foi dramaticamente afetada em muitos ecossistemas terrestres. Um outro evento ENOS de 1991 e 1992 – um dos mais fortes já registrados – foi acompanhado pela pior seca do século 20 na África, que provocou produção agrícola fraca e fome disseminada. O evento também causou seca extrema em muitas áreas da América do Sul tropical e da Australásia. O calor e a seca na Austrália reduziram as populações de cangurus-vermelhos para menos da metade de seus níveis pré-ENOS. O evento de El Niño de 1997 a 1998 foi responsável por 23.000 mortes humanas – a maioria em virtude da fome – e US$ 33 bilhões em prejuízos a plantações e propriedades em todo o mundo.

Fora dos trópicos e dos subtrópicos, os eventos ENOS tendem a aumentar a precipitação, o que aumenta a produção de sistemas naturais e agrícolas, mas também causa inundações. Na América do Norte, os eventos ENOS trazem um tempo mais frio, mais úmido, e com frequência com tempestades para o sul dos EUA e o norte do México, e condições quentes e secas para o norte dos EUA e o sul do Canadá.

CIRCULAÇÃO TERMO-HALINA

As correntes oceânicas também são impulsionadas pela **circulação termo-halina**, um padrão global de correntes de água de superfície e profundas que fluem como resultado de variações nas temperaturas e na salinidade, e que alteram a densidade da água. A circulação termo-halina, mostrada na Figura 5.13, é responsável pelo transporte global de grandes massas de água entre as principais bacias oceânicas. À medida que as correntes de superfície geradas pelo vento – por exemplo, a Corrente do Golfo – se movimentam em direção às mais altas latitudes, a água se resfria e se torna mais densa. No extremo norte, em direção à Islândia e à Groenlândia, a superfície do oceano se congela no inverno. Como o gelo não contém sais, a concentração de sal da água adjacente aumenta, o que faz com que a água fria se torne ainda mais densa. Essa água mais densa começa a afundar e atua como a força propulsora por trás de uma corrente de águas profundas no Oceano Atlântico conhecida como a Água Profunda do Atlântico Norte. Correntes descendentes semelhantes são formadas ao redor das

fronteiras da Antártida, no Oceano Antártico. Essas águas frias e densas em seguida fluem pelas bacias oceânicas profundas e de volta para as regiões equatoriais, onde finalmente sobem à superfície na forma de correntes de ressurgência. Essas correntes de ressurgência se tornam quentes e começam a trilhar sua trajetória de volta até o Atlântico Norte. Assim como uma esteira transportadora gigante, a circulação termo-halina lentamente redistribui a energia e os nutrientes entre os oceanos do mundo em uma jornada que pode durar centenas de anos.

Características geográficas em menor escala podem afetar os climas regionais e locais

Como observamos, os padrões globais primários no clima da Terra são resultado de um aquecimento solar desigual da superfície da Terra. Entretanto, diversos outros fatores apresentam efeitos secundários sobre a temperatura e a precipitação local. Esses incluem a área de terra continental, a proximidade da costa e as sombras de chuva.

ÁREA DE TERRA CONTINENTAL

As posições dos continentes exercem efeitos secundários importantes sobre a temperatura e a precipitação. Por exemplo, os oceanos e os lagos, as fontes da maior parte do vapor de água atmosférico, cobrem 81% do Hemisfério Sul, mas apenas 61% do Hemisfério Norte. Por isso, mais chuvas caem em qualquer determinada latitude no Hemisfério Sul do que no Hemisfério Norte. A presença de água tem uma influência de moderação sobre as temperaturas terrestres, de modo que as temperaturas no Hemisfério Norte variam mais do que no Hemisfério Sul.

Circulação termo-halina Um padrão global de correntes de água de superfície e profundas que fluem como resultado de variações nas temperaturas e na salinidade, e que alteram a densidade da água.

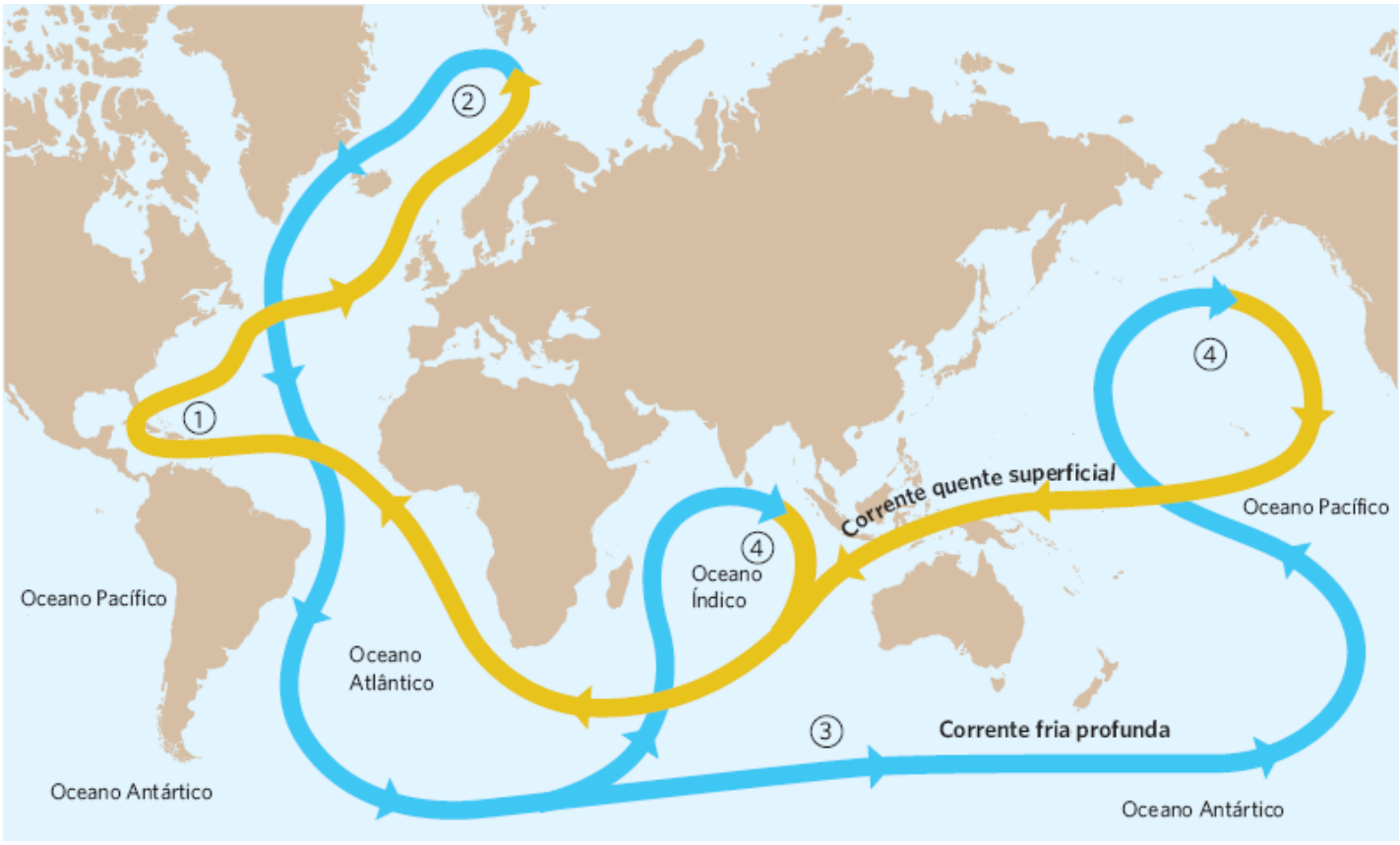


Figura 5.13 Circulação termo-halina. Essa circulação lenta da água profunda e das águas de superfície é impulsionada pelo afundamento da água fria e de alta salinidade próximo da Groenlândia e da Islândia.

PROXIMIDADE DA COSTA

O interior de um continente normalmente tem menos precipitação do que a sua costa, simplesmente pelo fato de o interior estar localizado mais distante dos oceanos, que são as principais fontes de água atmosférica. Além disso, como observamos em nossa discussão sobre as zonas de robustez das plantas, os climas costeiros variam menos do que os climas do interior porque a capacidade de armazenamento de calor das águas oceânicas reduz as flutuações da temperatura próximo à costa. O

oceano aquece o ar próximo da costa durante o inverno e resfria durante o verão. Por exemplo, as temperaturas mensais médias mais quentes e mais frias próximo da costa do Pacífico da América do Norte em Portland, Oregon, diferem em apenas 16°C. Mais no interior, essa variação aumenta para 23°C em Spokane, Washington; 26°C em Helena, Montana; e 33°C em Bismarck, Dakota do Norte.

SOMBRAS DE CHUVA

As montanhas também desempenham um papel secundário na determinação dos climas, como vimos na Figura 5.14. Quando os ventos que sopram para o interior a partir do oceano encontram montanhas costeiras, as montanhas forçam o ar para cima, o que causa resfriamento adiabático, condensação e precipitação. O ar, que agora está seco e aquecido pela liberação do calor latente, desce do outro lado da montanha, é aquecido de modo adiabático, e viaja entre as planícies até mais além, onde cria ambientes relativamente quentes e áridos, denominados **sombras de chuva**. O Deserto da Grande Bacia do oeste dos EUA, por exemplo, encontra-se na sombra de chuva da Serra Nevada e da Cordilheira das Cascatas, e cobre uma grande área, que inclui quase todo o estado de Nevada e grande parte do oeste de Utah. Os processos envolvidos na criação das sombras de chuva têm muito em comum com os processos que vimos ocorrendo nas células de Hadley, incluindo resfriamento adiabático, aquecimento adiabático e liberação de calor latente.

Agora podemos utilizar o que aprendemos para desenhar um quadro completo da distribuição climática mundial. Observando a Figura 5.15, verificamos padrões repetidos, que mostram onde existem climas diferentes. Os **climas tropicais**, caracterizados por temperaturas quentes e alta precipitação, ocorrem em regiões próximas do equador. Aproximadamente nas latitudes 30° N e 30° S, comumente observamos os **climas secos**, que têm uma ampla variação de temperaturas. Entretanto, os climas secos não são afetados apenas pela latitude. Muitos climas secos são causados por sombras de chuva, como por exemplo as extensivas regiões que se encontram logo ao leste da Cordilheira dos Andes no oeste da América do Sul. Os **climas úmidos de latitudes médias subtropicais** são caracterizados por verões quentes e secos e invernos frios e úmidos. Os **climas úmidos de latitudes médias continentais** existem no interior dos continentes e tipicamente apresentam verões quentes, invernos frios e quantidades moderadas de precipitação. Finalmente, mais próximo dos polos, observamos os **climas polares**, que apresentam temperaturas muito frias e relativamente pouca precipitação.

Sombra de chuva Uma região com condições secas, encontrada no lado de sotavento de uma cordilheira como resultado dos ventos úmidos do oceano, que causam precipitação no lado de barlavento.

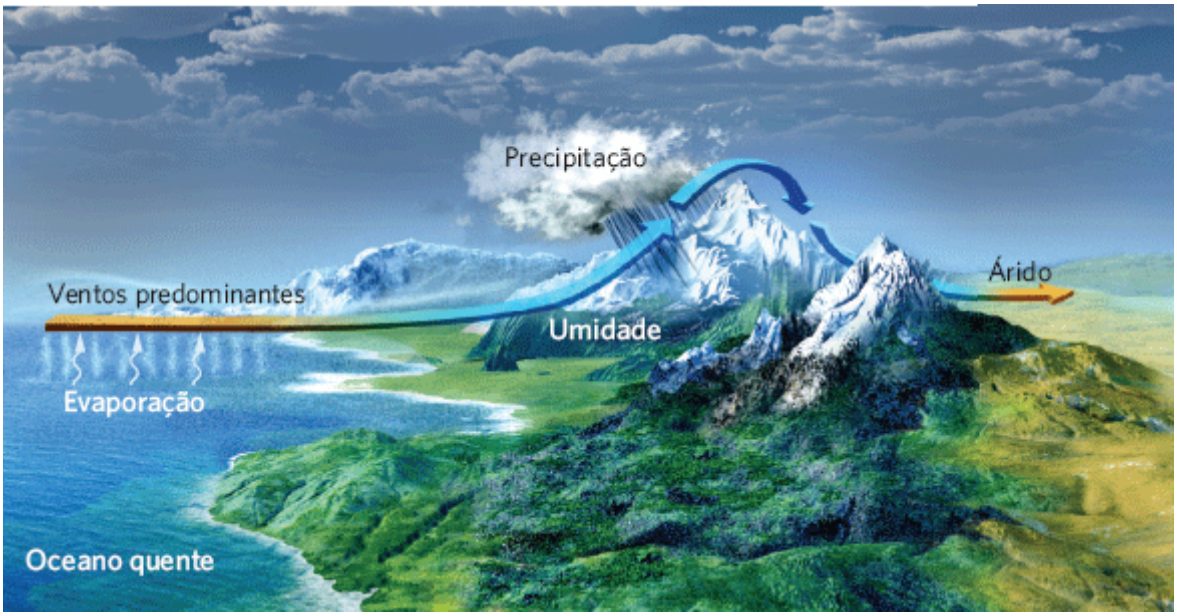


Figura 5.14 Sombras de chuva. Quando os ventos transportam o ar úmido para cima sobre uma montanha, o ar resfria e libera uma grande parte da sua umidade como precipitação. Após cruzar a montanha, o ar agora seco desce pela montanha, o que faz com que o ambiente deste lado da montanha seja muito seco.

Observamos os processos que são responsáveis pelos diferentes climas ao redor do mundo. Antes de observarmos mais de perto cada tipo de clima individualmente e as plantas que eles proporcionam, precisamos saber algo a respeito da formação do solo, que sustenta toda a vida.

O clima e a rocha subjacente interagem para criar diversos solos

O clima afeta indiretamente as distribuições das plantas e dos animais por meio da sua influência no desenvolvimento do *solo*, que fornece o substrato para o crescimento das raízes das plantas e no qual muitos animais se abrigam. O **solo** desafia uma definição simples, mas podemos descrevê-lo como a camada de material alterado química e biologicamente que se sobrepõe ao leito rochoso ou outro material inalterado na superfície da Terra. Como a camada de leito rochoso subjacente aos solos desempenha um papel importante na determinação do tipo de solo que se forma sobre ela, os cientistas do solo a chamam de **rocha matriz**.

FORMAÇÃO DO SOLO

O solo inclui minerais derivados da rocha matriz, minerais modificados formados dentro do solo, material orgânico de contribuição por parte das plantas, ar e água nos interstícios do solo, raízes vivas de plantas, microrganismos e os vermes e artrópodes maiores que fazem do solo seu lar. Por exemplo, se você já viu uma encosta recentemente cortada para a construção de uma estrada, deve ter observado que os solos têm camadas distintas, denominadas **horizontes**, como mostrado na Figura 5.16. Os horizontes do solo são classificados pelos componentes e pelos processos que ocorrem em cada nível.

Clima tropical Um clima caracterizado por temperaturas quentes e alta precipitação, que ocorre em regiões próximas do equador.

Clima seco Um clima caracterizado por baixa precipitação e uma ampla variação de temperaturas, comumente encontrado aproximadamente nas latitudes 30° N e 30° S.

Clima úmido de latitude média subtropical Um clima caracterizado por verões quentes e secos e invernos frios e úmidos.

Clima úmido de latitude média continental Um clima que existe no interior dos continentes e que é tipicamente caracterizado por verões quentes, invernos frios e quantidades moderadas de precipitação.

Clima polar Um clima que apresenta temperaturas muito frias e relativamente pouca precipitação.

Solo A camada de material alterado química e biologicamente que se sobrepõe ao leito rochoso ou outro material inalterado na superfície da Terra.

Rocha matriz A camada de leito rochoso subjacente ao solo e que desempenha um papel importante na determinação do tipo de solo que será formado acima dela.

Horizonte Uma camada distinta de solo.

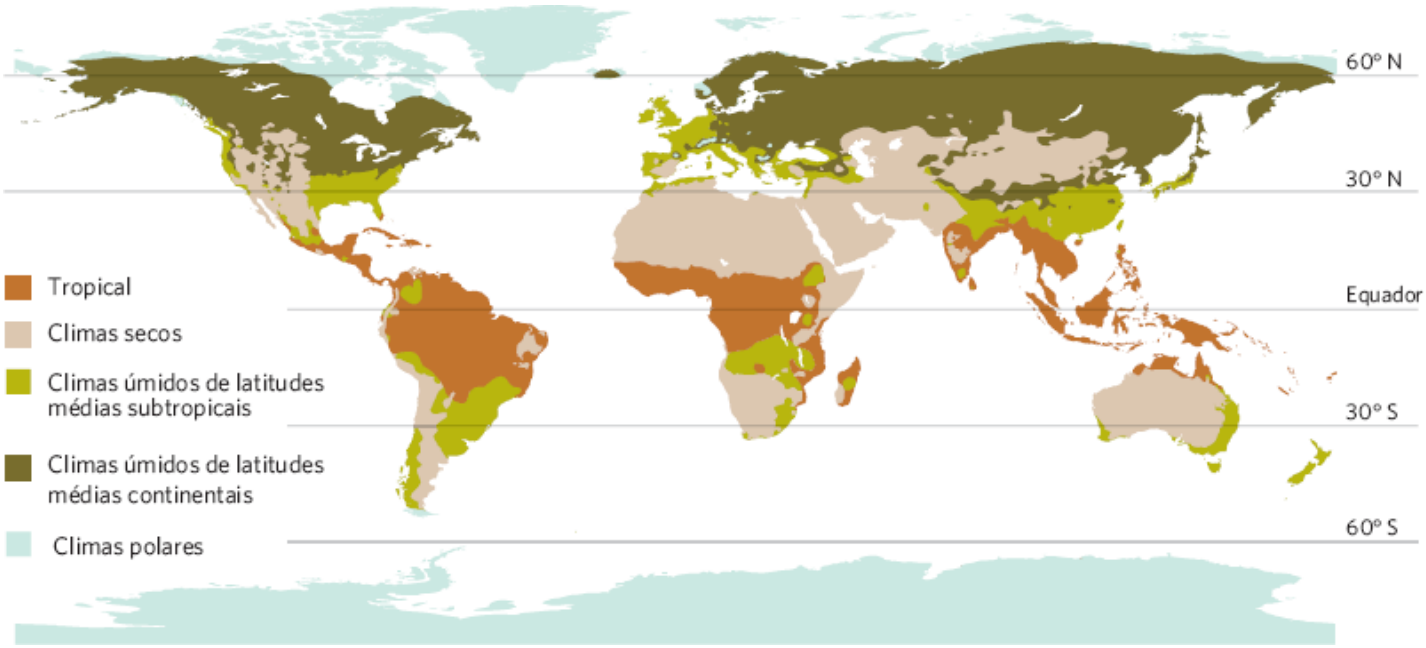


Figura 5.15 Padrões climáticos amplos ao redor do mundo. Próximo dos trópicos, o clima é quente, com altas quantidades de precipitação. Os grandes desertos do mundo encontram-se próximo das latitudes 30° N e 30° S. As regiões polares frias e com neve estão localizadas em latitudes ainda mais altas. Além disso, podemos observar que as regiões de alta precipitação por vezes ocorrem no lado oeste das montanhas, como no oeste do Canadá, e que os desertos ocorrem nas sombras de chuva das montanhas, como nos lados oeste da Cordilheira das Cascatas e da Serra Nevada na América do Norte e na Cordilheira dos Andes na América do Sul.

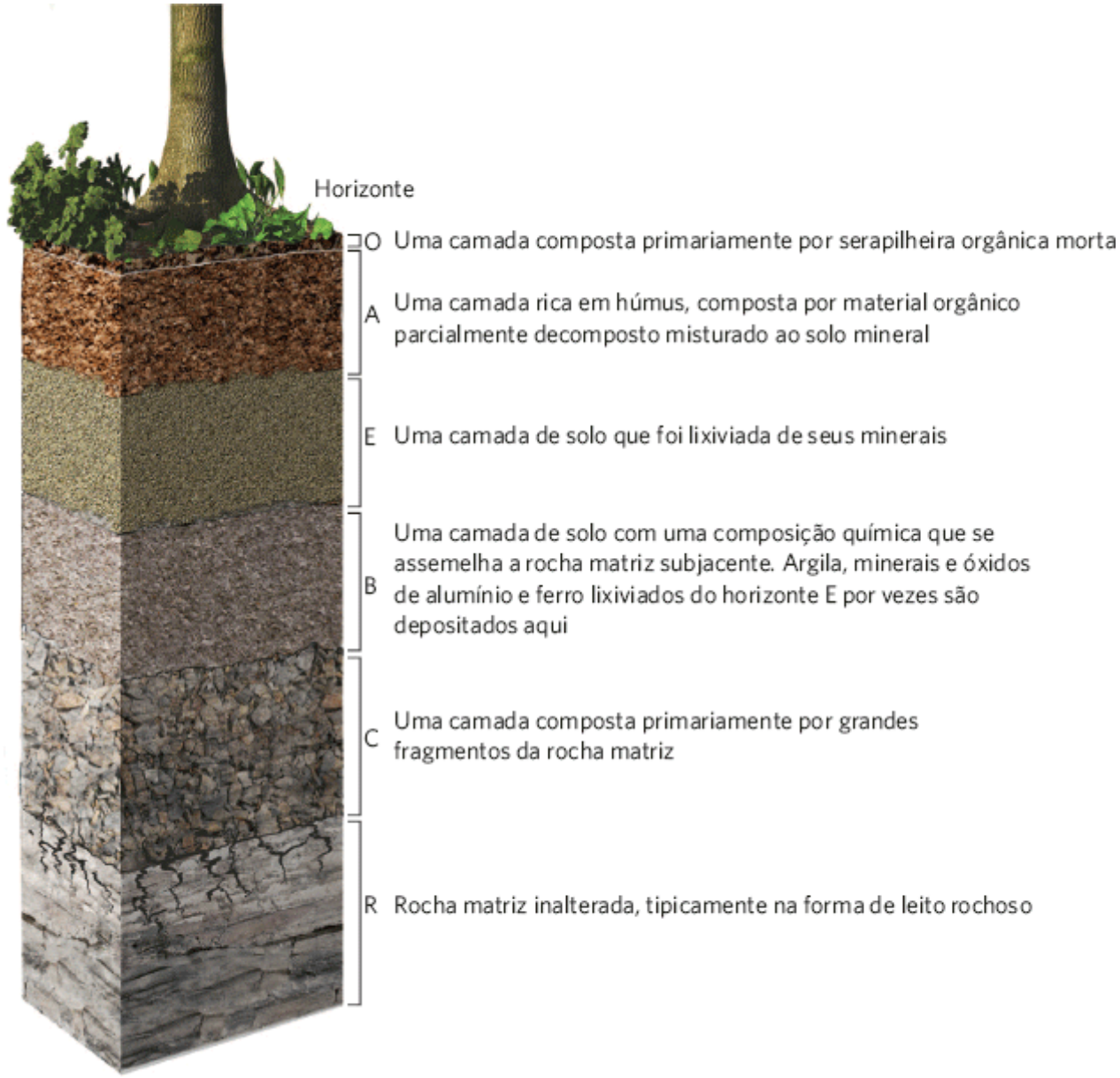


Figura 5.16 Horizontes do solo. Os solos desenvolvem horizontes distintos, que diferem em espessura dependendo dos climas e da rocha matriz.

Os solos existem em um estado dinâmico e suas características são determinadas pelo clima, pelo material parental, pela vegetação, pela topografia local e, em algum grau, pela idade. A água subterrânea remove algumas substâncias dissolvendo-as e levando-as para baixo através do solo até as camadas inferiores, um processo conhecido como **lixiviação**. Outros materiais entram no solo vindos da vegetação, da precipitação, tal como poeira, e da rocha matriz abaixo. Onde há pouca chuva, a rocha matriz se decompõe lentamente, e uma esparsa produção de plantas significa que pouco material orgânico é adicionado ao solo. Portanto, os climas secos normalmente têm solos rasos, com a rocha matriz próxima à superfície. Nos locais em que o leito rochoso decomposto e o material orgânico são erodidos tão rapidamente quanto se formam, os solos podem simplesmente não se formar. O desenvolvimento do solo também se interrompe cedo em depósitos aluviais, onde camadas frescas de silte depositadas a cada ano pelas enchentes enterram materiais mais antigos. No outro extremo, a formação do solo ocorre rapidamente nos climas tropicais, onde a alteração química da rocha matriz pode se estender até 100 m de profundidade. A maioria dos solos dos climas de latitudes médias é de profundidade intermediária, se estendendo em média até aproximadamente 1 m.

INTEMPERISMO

Intemperismo é a alteração física e química do material rochoso próximo da superfície da Terra. O intemperismo ocorre sempre que a água superficial penetra na rocha matriz. Nos climas frios, por exemplo, a repetição do congelamento e do descongelamento da água em fendas causa a fragmentação das rochas em pedaços menores e expõe maior área de superfície da rocha a reações químicas. A alteração química inicial da rocha ocorre quando a água dissolve uma parte dos minerais mais solúveis, como cloreto de sódio (NaCl) e sulfato de cálcio ($CaSO_4$). Reações químicas adicionais continuam o processo de construção do solo.

O intemperismo do granito mostra alguns processos básicos da formação do solo. Os minerais responsáveis pela textura granulada do granito – feldspato, mica e quartzo – são compostos por diversas combinações de óxidos de alumínio, ferro, silício, magnésio, cálcio e potássio. O principal aspecto do processo de intemperismo é o deslocamento de muitos desses elementos por íons hidrogênio, seguido pela reorganização dos minerais remanescentes em novos tipos de minerais. Os íons hidrogênio envolvidos no intemperismo são derivados de duas fontes. Uma fonte é o ácido carbônico que se forma quando o dióxido de carbono é dissolvido na água da chuva, como discutido no Capítulo 2. A outra fonte de íons hidrogênio é a decomposição do material orgânico no próprio solo. O metabolismo dos carboidratos, por exemplo, produz dióxido de carbono que é convertido em ácido carbônico na água, produzindo íons hidrogênio adicionais.

À medida que o granito sofre o intemperismo, muitos dos elementos positivamente carregados no feldspato e na mica – como Fe^{31} e Ca^{21} – são substituídos por íons hidrogênio para formar novos materiais insolúveis, como as partículas de argila que discutimos no Capítulo 3. As partículas de argila são importantes para a capacidade de retenção da água dos solos. Elas acumulam cargas negativas em suas superfícies, que atraem íons positivamente carregados, denominados *cátions*. Os cátions – incluindo cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^{2+}), potássio (K^{+}) e sódio (Na^{+}) – são nutrientes importantes para as plantas. A capacidade de um solo em reter esses cátions, chamada de **capacidade de troca catiônica**, fornece um índice de fertilidade do solo. Solos jovens apresentam relativamente poucas partículas de argila e a adição de pouco material orgânico; essa baixa capacidade de troca catiônica leva à fertilidade relativamente baixa. Solos mais antigos em geral apresentam mais alta capacidade de troca catiônica e, portanto, fertilidade relativamente alta. A fertilidade do solo melhora com o tempo, até um ponto. Finalmente, o intemperismo fragmenta as partículas de argila, a capacidade de troca catiônica diminui e a fertilidade do solo também.

Podzolização

Sob temperaturas amenas e precipitação moderada, os grãos de areia e as partículas de argila resistem ao intemperismo e se tornam componentes estáveis do solo tornando possível que os solos retenham uma fertilidade relativamente alta. Entretanto, nos solos ácidos típicos de regiões frias e úmidas, as partículas de argila se decompõem no horizonte E, e seus íons solúveis são transportados para baixo até o horizonte B. Esse processo, conhecido como **podzolização**, reduz a fertilidade das camadas superiores do solo.

Os solos ácidos ocorrem primariamente em regiões frias, nas quais árvores com acículas, como espruces e abetos, dominam as florestas. A lenta decomposição das acículas de espruces e abetos produz ácidos orgânicos que promovem altas concentrações de íons hidrogênio. Nas regiões úmidas onde ocorre a podzolização, a chuva normalmente excede a evaporação. Como a água se move continuamente para baixo através do perfil do solo, pouco material para a formação da argila é transportado para cima a partir do leito rochoso submetido ao intemperismo.

Na América do Norte, a podzolização é mais avançada sob as florestas de espruces e abetos da Nova Inglaterra, na região dos Grandes Lagos, e ao longo de um grande cinturão do sul e do oeste do Canadá. Um perfil típico de um solo altamente podzolizado, mostrado na Figura 5.17, revela faixas surpreendentes que correspondem às regiões de lixiviação e redeposição. O horizonte A é escuro e rico em matéria orgânica. Sob ele há um horizonte E de coloração clara, que foi lixiviado da maior parte de sua argila, deixando para trás o material arenoso, que não retém bem a água ou os nutrientes. Normalmente observamos uma faixa escura imediatamente abaixo do horizonte E. Essa é a camada mais superior do horizonte B, onde óxidos de ferro e alumínio são redepositados. Outros minerais mais móveis podem se acumular em alguma medida nas partes mais inferiores do horizonte B, que em seguida é quase imperceptivelmente classificado em um horizonte C e na rocha matriz.

Lixiviação Um processo no qual a água subterrânea remove algumas substâncias dissolvendo-as e levando-as para baixo através do solo até as camadas inferiores.

Intemperismo A alteração física e química do material rochoso próximo da superfície da Terra.

Capacidade de troca catiônica A capacidade de um solo em reter cátions.

Podzolização Um processo que ocorre em solos ácidos típicos de regiões frias e úmidas, no qual as partículas de argila se decompõem no horizonte E, e seus íons solúveis são transportados para baixo até o horizonte B inferior.

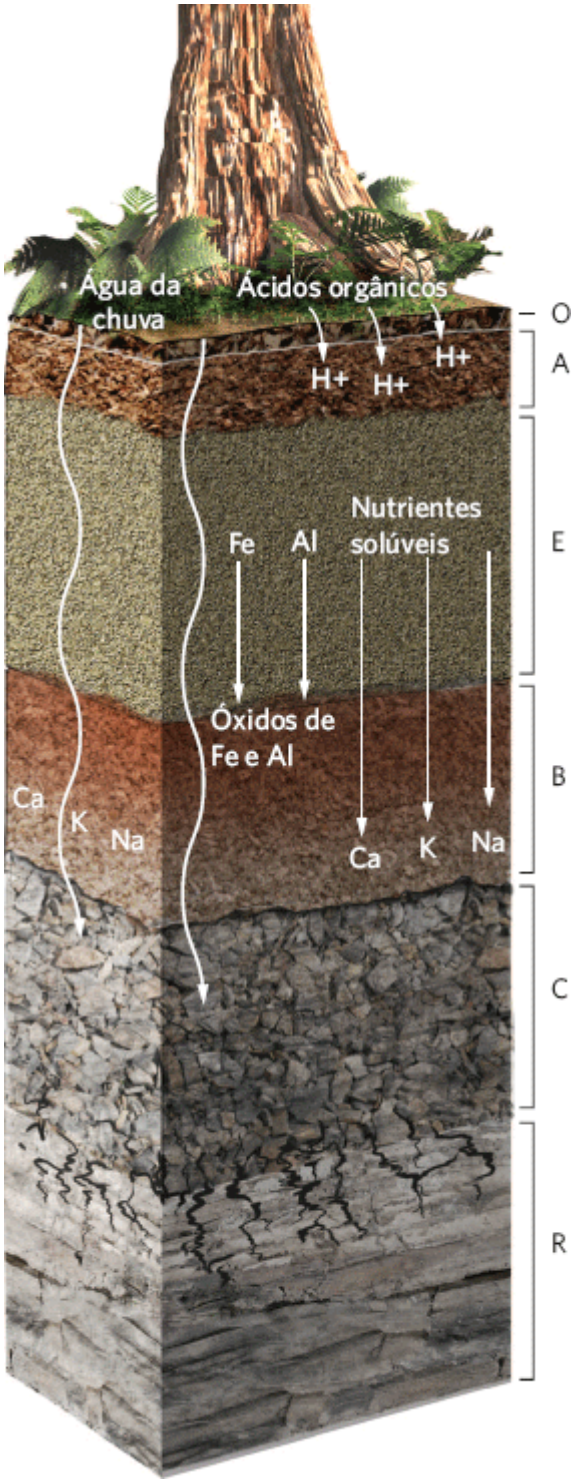


Figura 5.17 Podzolização. Nas condições frias e úmidas com solos altamente ácidos, as partículas de argila normalmente observadas no horizonte E sofrem intemperismo e são lixiviadas para baixo, deixando uma camada muito arenosa, com pouca capacidade de reter nutrientes para as plantas.

Laterização

Nos climas quentes e úmidos de muitas regiões tropicais e subtropicais, os solos sofrem intemperismo até grandes profundidades. Uma das características mais óbvias do intemperismo sob essas condições é a decomposição das partículas de argila, que causa a lixiviação do silício do solo e deixa óxidos de ferro e alumínio que predominam por todo o perfil do solo – um processo denominado **Laterização**. Os óxidos de ferro e alumínio proporcionam aos referidos solos uma coloração avermelhada característica, como mostrado na Figura 5.18. Embora a rápida decomposição do material orgânico nos solos tropicais contribua para uma abundância de íons hidrogênio, as bases formadas por meio da decomposição das partículas de argila os neutralizam. Consequentemente, solos lateríticos normalmente não são ácidos, embora possam sofrer profundo intemperismo. A despeito da rocha matriz, o intemperismo ocorre profundamente, e a laterização progride até mais longe, em solos baixos, como aqueles da bacia Amazônica, nos quais as camadas de superfície altamente intemperizadas não são erodidas para longe e os perfis do solo são muito antigos.

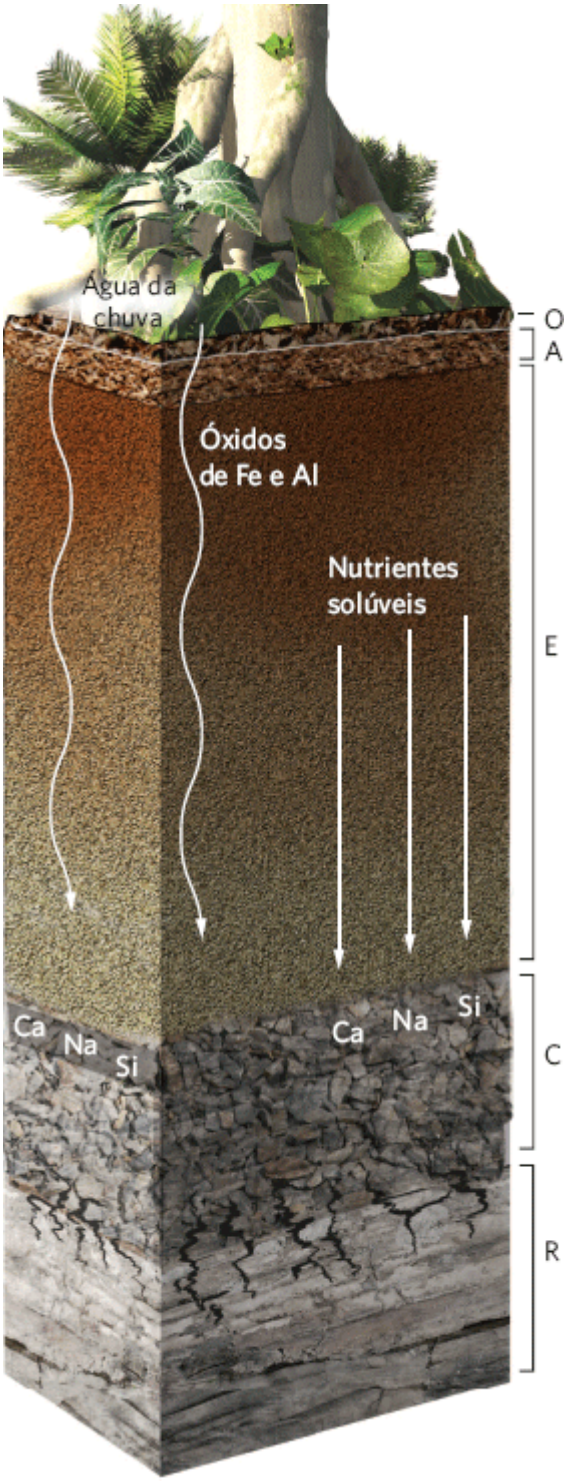


Figura 5.18 Laterização. Sob condições de temperaturas quentes e alta precipitação, as partículas de argila são decompostas e deixam para trás um solo que tem baixa capacidade de troca catiônica e baixa fertilidade.

Laterização A decomposição das partículas de argila, que resulta na lixiviação do silício do solo, deixando os óxidos de ferro e alumínio predominando por todo o perfil do solo.

A laterização faz com que muitos solos tropicais apresentem baixa capacidade de troca catiônica. Na ausência de argila e matéria orgânica, os nutrientes minerais são prontamente lixiviados do solo. Onde os solos são profundamente intemperizados, os novos minerais formados pela decomposição da rocha matriz estão simplesmente muito distantes da superfície para contribuir com a fertilidade do solo. Além disso, as fortes precipitações atmosféricas nos trópicos mantêm a água descendo através do perfil do solo, impedindo o movimento para cima dos nutrientes. Em geral, quanto mais profundas as fontes de nutrientes no leito rochoso inalterado, mais baixa a fertilidade das camadas de superfície. A alta produtividade das florestas tropicais úmidas depende mais da rápida ciclagem dos nutrientes próximos da superfície do solo do que do conteúdo de nutrientes do próprio solo. Entretanto, ocorre o desenvolvimento de solos ricos em muitas regiões tropicais, em particular em áreas montanhosas, nas quais a erosão remove continuamente as camadas de superfície do solo deplecionadas de nutrientes, e em áreas vulcânicas, nas quais a rocha matriz de cinzas e lava é geralmente rica em nutrientes como potássio.

A partir da nossa discussão sobre os solos, podemos observar que a composição dos solos presente em diversas partes do mundo depende das diferenças no clima, da rocha matriz subjacente e da vegetação. No próximo capítulo, discutiremos como essas diferenças regionais no clima e os efeitos correlatos nos solos afetam os tipos de plantas e animais que conseguem viver em cada região.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

ALTERAÇÃO CLIMÁTICA GLOBAL

Um urso polar caçando focas no gelo do oceano Ártico da Noruega. As tendências de aquecimento ao longo das últimas poucas décadas causaram o derretimento anual precoce do gelo do Ártico; isso significa que os ursos polares têm menos tempo para caçar focas, que constituem uma grande parte da sua dieta. Fotografia de Steven Kazlowski/naturepl.com.

Como vimos neste capítulo, uma quantidade significativa de fatores interagindo determina os diferentes climas do mundo. Por exemplo, o aquecimento diferencial da Terra determina os movimentos do ar e da água, que são ainda mais modificados pelo efeito Coriolis e pela posição dos continentes. Como essas interações são complexas, quaisquer mudanças nesses fatores podem apresentar efeitos de longo alcance sobre todo o sistema. Este é o caso do aquecimento global e da *mudança climática global*. O aquecimento global é o aumento na temperatura média do planeta devido a um crescimento da concentração de gases do efeito estufa na atmosfera. A **mudança climática global** é um fenômeno muito mais amplo, que se refere às alterações nos climas da Terra incluindo o aquecimento global, mudanças na distribuição global da precipitação e da temperatura, mudanças na intensidade das tempestades e uma circulação oceânica alterada. Em toda a história da Terra, longos períodos de aquecimento e resfriamento global gradual foram associados com mudanças climáticas globais significativas. Durante os últimos dois séculos, entretanto, as atividades humanas causaram uma rápida mudança nas condições, que tem levado ao aquecimento e à mudança climática global.

O aquecimento global é um importante determinante das alterações atuais nos climas globais. Um impacto direto é o aumento nas temperaturas em muitas partes do mundo, em particular nas altas latitudes no Hemisfério Norte. A elevação na temperatura nessas regiões apresentou uma ampla variação de efeitos. Por exemplo, em altas latitudes e altitudes, as camadas inferiores do solo podem estar permanentemente congeladas, um fenômeno conhecido como **permafrost**. Temperaturas mais quentes causam o descongelamento e o início da decomposição desses solos altamente orgânicos. Como esses solos são encharcados e anaeróbicos, a decomposição produz metano, um gás de estufa que pode contribuir ainda mais para o aquecimento global.

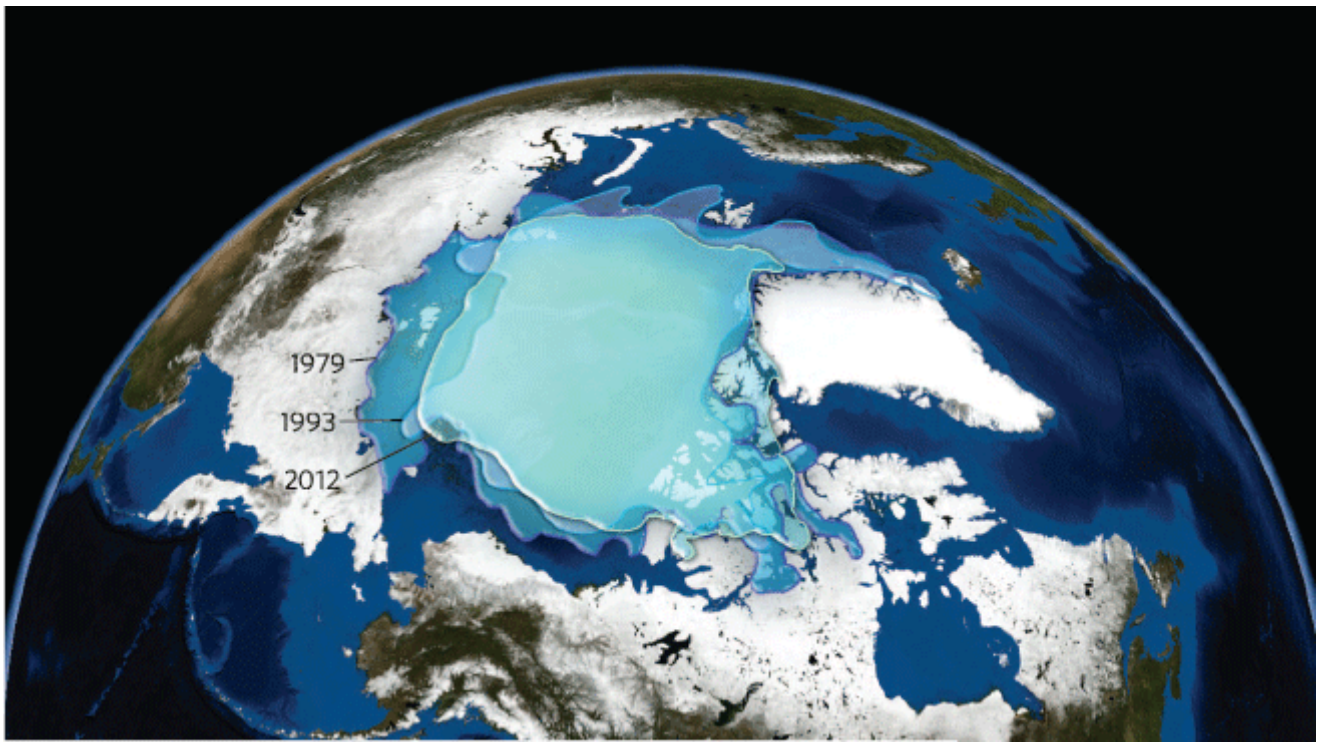
O aumento das temperaturas também afeta a quantidade de gelo que derrete em todo o mundo. De 2006 a 2012, a calota de gelo polar que existe entre os EUA, o Canadá, a Europa e a Rússia tornou-se 45% menor em seu tamanho médio durante as décadas de 1980 e 1990. O gelo remanescente também se tornou mais fino. O gelo da Groenlândia e da Antártida também está derretendo. Cientistas da NASA descobriram, de 1992 a 2009, que as duas regiões perderam em média 475

gigatoneladas (Gt) de gelo por ano, e que a velocidade anual de perda do gelo está acelerando. De modo similar, as geleiras estão derretendo em muitas regiões do mundo. No Parque Nacional das Geleiras de Montana, por exemplo, havia 150 geleiras em 1850. Atualmente restam apenas 25. Todo esse gelo derretido causou a elevação dos níveis dos mares em 220 mm desde 1870, e os cientistas preveem que a continuação do derretimento pode elevar os níveis dos mares de 280 a 480 mm adicionais até o ano de 2100.

Como a natureza complexa do sistema climático global pode tornar difícil prever como o clima será alterado nas próximas décadas, os cientistas desenvolveram modelos computacionais que incorporam nosso melhor conhecimento dos processos que governam o clima, juntamente com as mudanças que estão sendo causadas pelo aumento das concentrações de gases de estufa atmosféricos. Embora modelos distintos realizem previsões um tanto diferentes, existe uma conformidade geral a respeito de diversos aspectos da mudança prevista. Por exemplo, espera-se que o aumento nas temperaturas cause períodos mais longos de tempo quente e menos dias de tempo extremamente frio. Como o calor é o fator determinante da evaporação e da circulação do ar que determinam a precipitação, também se prevê que os padrões de precipitação sejam alterados em todo o globo, com algumas regiões do mundo recebendo maiores quantidades de chuva e neve, e outras recebendo menores quantidades. Também se prevê que a intensidade das tempestades, como os furacões, aumente em virtude de um crescimento no aquecimento dos oceanos mundiais.

Mudança climática global Um fenômeno que se refere às mudanças nos climas da Terra, incluindo o aquecimento global, mudanças na distribuição global da precipitação e temperaturas, mudanças na intensidade das tempestades e alterações da circulação oceânica.

Permafrost Um fenômeno no qual camadas do solo estão permanentemente congeladas.



A calota de gelo polar que derrete. De 1979 a 2012, o gelo oceânico que circunda o Polo Norte se reduziu em 45% devido ao aquecimento global.

As correntes oceânicas também podem ser afetadas pelo aquecimento global. Como discutimos anteriormente neste capítulo, as correntes oceânicas são provocadas pelo aquecimento diferencial da Terra e, por sua vez, desempenham um papel importante na determinação da temperatura dos continentes próximos. Uma preocupação específica é o impacto potencial sobre a circulação termo-halina. Como podemos relembrar, a circulação termo-halina é a circulação profunda e lenta da água oceânica ao redor do globo, determinada pela água salgada densa que afunda próximo à Groenlândia. Com o aumento do derretimento da calota de gelo polar e das camadas de gelo da Groenlândia, os cientistas climáticos estão preocupados com o fato de a água no Atlântico Norte não ser suficientemente densa para afundar e, portanto, possa causar a paralisação da circulação termo-halina. O desaparecimento dessa corrente de águas profundas efetivamente interromperia a circulação da água quente do Golfo do México até a Europa e causaria um resfriamento substancial da Europa – com consequências possivelmente devastadoras para as pessoas e o ambiente daquela região.

Fontes: Climate Change 2007: Synthesis Report. *Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr.pdf

Global Climate Change Impacts in the United States. 2009. *U.S. Global Change Research Program*. http://downloads.globalchange.gov/usimpacts/pdfs/climate-impacts-report.pdf

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A Terra é aquecida pelo efeito estufa.** Uma grande parte da luz ultravioleta e visível emitida pelo Sol passa pela atmosfera e atinge as nuvens e a superfície da Terra. As nuvens e o planeta começam a aquecer e emitem radiação infravermelha de volta em direção à atmosfera. Os gases na atmosfera absorvem a radiação infravermelha, se tornam mais quentes e reemitem a radiação infravermelha de volta em direção à Terra. Estes gases de estufa possibilitam que o planeta se torne mais quente do que seria possível de qualquer outro modo. O aumento na produção de gases do efeito estufa em virtude das atividades humanas aumenta o efeito e leva ao aquecimento global.

■ **Existe um aquecimento desigual da Terra pelo Sol.** A cada ano, as regiões de alta latitude do mundo recebem radiação solar de intensidade mais fraca devido a uma trajetória mais longa pela atmosfera, e com um ângulo menos direto, o que causa a propagação da energia do Sol ao longo de uma área maior. Além disso, o eixo da Terra está inclinado em 23,5° e isto causa alterações sazonais na temperatura.

■ **Aquecimento desigual da Terra direciona as correntes de ar na atmosfera.** Em virtude das propriedades do ar, as temperaturas mais quentes próximo do equador direcionam as correntes de convecção atmosféricas conhecidas como células de Hadley entre as latitudes aproximadamente de 0° a 30° nos Hemisférios Norte e Sul. As células polares se encontram em latitudes mais altas, entre aproximadamente 60° e 90°. Estas correntes de convecção de ar causam a distribuição do calor e da precipitação ao redor do globo. Sua trajetória também é influenciada pelas forças de Coriolis criadas pela rotação da Terra.

■ **Correntes oceânicas também afetam a distribuição dos climas.** As correntes oceânicas são impulsionadas pelo aquecimento desigual da Terra, combinado com o efeito de Coriolis, as correntes de convecção atmosféricas e diferenças na salinidade. Existem giros, em ambos os lados do equador, que auxiliam na distribuição do calor e dos nutrientes para as latitudes mais altas. Os eventos de El Niño-Oscilação Sul (ENOS) representam uma ruptura nas correntes oceânicas normais no Pacífico Sul e os impactos sobre o clima podem ser sentidos ao redor do mundo. A circulação termo-halina é uma circulação profunda e lenta dos oceanos do mundo produzida por alterações na concentração de sal nas águas do Atlântico Norte.

■ **Características geográficas em menor escala podem afetar os climas regionais e locais.** A maior proporção de áreas terrestres reduz a quantidade de evaporação possível, o que faz com que o Hemisfério Norte apresente menos precipitação do que o Hemisfério Sul. A proximidade da costa também pode afetar os climas; as regiões que se encontram mais distantes das faixas litorâneas geralmente apresentam uma precipitação mais baixa e uma variação mais alta na temperatura. As cordilheiras forçam o ar a se elevar sobre elas, causando uma precipitação mais alta de um lado da cordilheira e sombras de chuva do lado oposto.

■ **O clima e a rocha subjacente interagem para criar diversos solos.** Os solos são compostos por horizontes, que contêm diferentes quantidades de matéria orgânica, nutrientes e minerais. Os solos podem sofrer intemperismo por meio de processos que incluem o congelamento, o descongelamento e a lixiviação. Em solos ácidos de regiões frias e úmidas eles podem apresentar podzolização, um processo que fragmenta as partículas de argila e reduz a fertilidade. Em climas quentes e úmidos, os solos podem apresentar laterização, um processo que fragmenta as partículas de argila e que causa a lixiviação dos nutrientes do solo.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Explique as etapas envolvidas no efeito estufa.

2. Como a produção humana dos gases do efeito estufa leva ao aquecimento global?

3. Por que há maior incidência de energia solar próximo ao equador do que próximo aos polos?

4. Explique os fatores que determinam o movimento do ar nas células de Hadley.

5. A posição do equador solar se desloca durante todo o ano. O que esse deslocamento sugere a respeito da localização da zona de convergência intertropical ao longo do ano?

6. Como o aquecimento desigual da Terra, o efeito Coriolis e as correntes de convecção atmosféricas atuam em conjunto para determinar a movimentação dos giros oceânicos?

7. Explique o processo que causa os eventos de El Niño-Oscilação Sul.

8. Com base no seu conhecimento sobre a esteira transportadora oceânica, como o derretimento do gelo no Oceano Ártico pode afetar o clima da Europa?

9. Por que muitas cordilheiras apresentam alta precipitação de um lado e baixa do outro lado?

10. Compare e confronte a podzolização e a laterização.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | PRECIPITAÇÃO NA CIDADE DO MÉXICO, EM QUITO E EM LA PAZ

Como observamos neste capítulo, as cidades ao redor do mundo com frequência diferem em seu padrão de precipitação mensal. Com a utilização dos dados fornecidos na tabela, crie um gráfico de barras para cada uma das três cidades.

(a) Com base nestes gráficos, quantos picos de precipitação cada cidade recebe? (b) Com base nas suas localizações geográficas, por que a quantidade de picos de precipitação nestas cidades é diferente?

PRECIPITAÇÃO MENSAL MÉDIA (mm) EM TRÊS CIDADES

MÊS	CIDADE DO MÉXICO, MÉXICO	QUITO, EQUADOR	LA PAZ, BOLÍVIA
JANEIRO	10,2	114,3	129,5
FEVEREIRO	10,2	129,5	104,1
MARÇO	12,7	152,4	71,1
ABRIL	27,9	175,3	35,6
MAIO	58,4	124,5	12,7
JUNHO	157,5	48,3	5,1
JULHO	182,9	20,3	7,6
AGOSTO	172,7	25,4	15,2
SETEMBRO	144,8	78,7	30,5
OUTUBRO	61,0	127,0	40,6
NOVEMBRO	5,1	109,2	50,8
DEZEMBRO	0,8	104,1	94,0

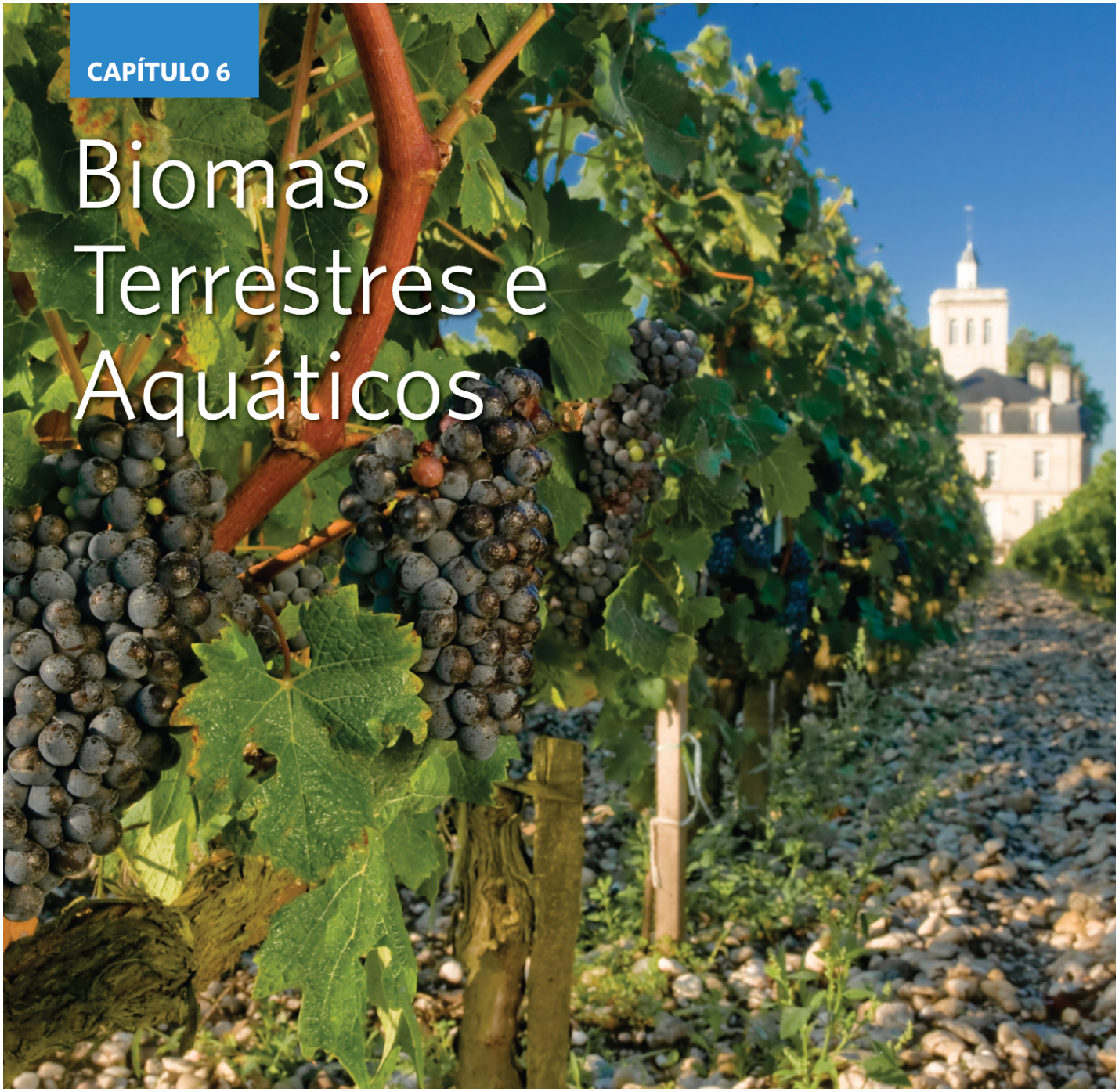
[1]N.R.T.: Na verdade, a velocidade linear, pois a velocidade de rotação é 1 rotação/24 h, para todo o planeta.

[2]N.R.T.: Para alguém fora da Terra que não está girando em relação ao Sol.

[3]N.R.T.: Refere-se às condições atmosféricas.

CAPÍTULO 6

Biomas Terrestres e Aquáticos



Cultivo de uvas para vinho durante o verão quente e seco. No Chateau Larose Trintaudon no sul da França, o clima é ideal para o cultivo de uvas que são utilizadas para vinhos. (Fotografia de Grand Tour/Corbis.)

O Mundo do Vinho

A história fascinante da fabricação de vinhos data de milhares de anos atrás. Arqueólogos encontraram sinais de fabricação de vinhos em muitas culturas no Mar Mediterrâneo, incluindo aquelas dos egípcios, romanos e gregos antigos. Mais recentemente, Espanha, Portugal e França tornaram-se conhecidos por seus vinhos. Toda a região do Mediterrâneo tem uma longa tradição de cultivo de videiras, e a produção de vinho desempenhou um papel importante no desenvolvimento econômico de muitas sociedades e em rituais religiosos.

Os exploradores europeus difundiram a fabricação de vinhos para outras partes do mundo. Por exemplo, no século 16, exploradores espanhóis trouxeram videiras para o Chile, a Argentina e a Califórnia. As videiras acompanharam os holandeses até a África do Sul no século 17, e os britânicos até a Austrália no século 19.

> **"Dadas as condições necessárias para fabricar um bom vinho, talvez não seja uma surpresa que a maioria das grandes vinícolas produtoras em todo o mundo tenham o**

mesmo clima.”

Embora as uvas possam ser cultivadas em muitas partes do mundo, condições de crescimento específicas são necessárias para as uvas produzirem os melhores vinhos. O clima ideal é uma combinação de verões quentes e secos com invernos úmidos e amenos. O clima de verão quente e seco possibilita que as uvas desenvolvam o equilíbrio certo entre o açúcar e a acidez, proporcionando os sabores complexos de um bom vinho. Os verões secos também evitam diversas doenças de plantas que florescem sob condições úmidas. As uvas domésticas têm raízes profundas, e são bem adaptadas a paisagens com verões secos. Como as temperaturas inferiores à do congelamento podem danificar as vinícolas, invernos úmidos e amenos são igualmente importantes. Embora o clima seja crítico, o sabor de um bom vinho também é influenciado pelo conteúdo de minerais dos solos nos quais as vinícolas crescem. A composição de um solo depende da combinação única de minerais no leito rochoso do qual é formado; esses minerais afetam a qualidade do crescimento das videiras e proporcionam às uvas um sabor distinto, que caracteriza o vinho feito delas. Em resumo, vinhos de sabores distintos de todo o mundo são o resultado de combinações únicas de clima e solo.

Dadas as condições necessárias para fabricar um bom vinho, talvez não seja uma surpresa que a maioria das grandes vinícolas produtoras em todo o mundo tenham o mesmo clima – verões quentes e secos, seguidos por invernos frios e úmidos. Esse é o clima dos países que circundam a maior parte do Mar Mediterrâneo. Também é o clima da maioria das regiões nas quais as videiras foram introduzidas, incluindo Chile, Argentina, Califórnia, África do Sul e a costa sudoeste da Austrália. É interessante verificar que todas essas regiões encontram-se no lado oeste dos continentes, e estão localizadas entre 30° e 50° nos Hemisférios Norte e Sul. Elas não apenas têm climas semelhantes, mas suas paisagens também contêm plantas de aspecto semelhante, apesar de estarem separadas por milhares de quilômetros. Por exemplo, embora cada região produtora de vinho contenha uma grande quantidade de espécies de plantas únicas, elas são semelhantes em sua forma de crescimento. Seja na França, na Califórnia, no Chile ou na África do Sul, as comunidades de plantas são dominadas por gramíneas adaptadas à seca, flores silvestres e arbustos.

Neste capítulo, iremos explorar como os climas observados em diferentes locais ao redor do mundo estão associados a plantas de aspecto muito semelhante, e como os cientistas utilizam esses padrões para classificar os ecossistemas terrestres. Também examinaremos o motivo pelo qual os cientistas classificam os ecossistemas aquáticos de modo diferente, com base nas diferenças na salinidade, fluxo e profundidade.

FONTE: A brief history of wine. November 5, 2007, *New York Times* http://www.nytimes.com/2007/11/05/timestopics/topics-winehistory.html

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Biomas terrestres são classificados pelas suas principais formas de crescimento das plantas.
- Existem nove classes de biomas terrestres.
- Biomas aquáticos são classificados por seu fluxo, profundidade e salinidade.

▶ Como observamos no Capítulo 5, os padrões climáticos ao redor do globo são determinados por diversos fatores, incluindo correntes de ar, correntes de água, forças de Coriolis e características geográficas locais. Em conjunto, esses fatores causam os padrões de clima que ocorrem nas diferentes regiões do mundo. Climas diferentes proporcionam condições de temperatura e precipitação sazonais únicas, e essas condições únicas favorecem os diferentes tipos de plantas.

Biomas terrestres são classificados pelas suas principais formas de crescimento das plantas

As estratégias de sobrevivência de sucesso variam com o clima. Nos desertos do mundo, por exemplo, encontramos plantas que estão bem adaptadas à escassa disponibilidade de água. Nos desertos norte-americanos, muitas espécies de cactos possuem camadas externas espessas e cerosas, recobertas por pelos e espinhos, que ajudam a reduzir a perda de água. Na África, encontramos um grupo de plantas denominadas euforbiáceas, que não são parentes próximas dos cactos da América do Norte, mas que ainda assim apresentam muitas características semelhantes (Figura 6.1). Embora esses dois grupos de plantas adaptadas ao deserto sejam descendentes de ancestrais não aparentados, eles têm aparência semelhante porque evoluíram sob forças seletivas similares, um fenômeno conhecido como **evolução convergente**. A evolução convergente pode ser observada em muitos organismos. Por exemplo, os tubarões e os golfinhos não são parentes – um é um peixe e o outro é um mamífero – ainda que ambos tenham desenvolvido barbatanas, caudas poderosas e corpos aerodinâmicos. Para um bom desempenho em um ambiente aquático, a seleção natural favoreceu esse conjunto de atributos, porque ele proporciona que ambos os grupos de animais nadem rapidamente.

A evolução convergente explica por que podemos reconhecer uma associação entre as formas dos organismos e os ambientes nos quais vivem. Árvores observadas em florestas tropicais têm o mesmo aspecto geral, não importa onde estejam localizadas sobre Terra, ou a sua linhagem evolutiva. O mesmo pode ser dito de arbustos que sazonalmente habitam

ambientes secos; eles tendem a apresentar folhas decíduas pequenas, e frequentemente armam seus caules com espinhos para desencorajar a sua ingestão por parte de herbívoros.

As regiões geográficas que contêm comunidades compostas por organismos com adaptações similares são denominadas **biomas**. Em virtude da evolução convergente, podemos classificar os ecossistemas terrestres pelas formas das plantas dominantes, associadas a padrões distintos de temperaturas e precipitação sazonais. Em ecossistemas aquáticos, os principais produtores frequentemente não são plantas, mas algas. Como resultado, os biomas aquáticos não são facilmente caracterizados pelas formas de crescimento dominantes dos produtores. Em vez disso, os biomas aquáticos são caracterizados por padrões distintos de profundidade, fluxo e salinidade.

Evolução convergente Um fenômeno no qual duas espécies que descendem de ancestrais não aparentados apresentam aparência semelhante, porque evoluíram sob forças seletivas similares.

Bioma Uma região geográfica que contém comunidades compostas por organismos com adaptações similares.

A B

Figura 6.1 Evolução convergente. Condições semelhantes nos desertos do mundo selecionaram formas de vida que conservam a água de forma semelhante em grupos de plantas não aparentadas: **A.** um cacto "tubo de órgão" (*organ pipe, Stenocereus thurberi*) no Monumento Nacional do Cactus Organ Pipe, no Arizona; e **B.** uma euforbiácea (*Euphorbia virosa*) na Namíbia, África. (Fotografias de (A) All Canada Photos/Alamy; (B) imagebroker/Alessandra Sarti/Newscom.)

Os biomas proporcionam pontos de referência convenientes para a comparação dos processos ecológicos ao redor do globo, o que torna o conceito de bioma uma ferramenta útil, possibilitando que os ecólogos compreendam a estrutura e o funcionamento de grandes sistemas ecológicos. Assim como em todos os sistemas de classificação, ocorrem exceções. Os limites entre os biomas podem ser incertos e nem todas as formas de crescimento das plantas correspondem ao clima da mesma maneira. As árvores do eucalipto australiano, por exemplo, formam florestas sob condições climáticas que sustentam apenas arbustos ou campos em outros continentes. Finalmente, as comunidades de plantas refletem outros fatores além da temperatura e da precipitação. A topografia, os solos, o fogo, as variações sazonais no clima e a herbivoria podem afetar as comunidades de plantas.

A visão geral dos principais biomas terrestres neste capítulo enfatiza as características de distinção do ambiente físico e como essas características se refletem na forma das plantas dominantes. Como uma observação final, embora os ecólogos usem as formas das plantas para classificar os biomas, em geral existe uma boa associação entre as formas das plantas em um bioma e as dos animais que ali vivem. Por exemplo, os desertos contêm plantas e animais que estão adaptados às condições secas.

Usaremos um sistema de classificação que reconhece nove biomas terrestres principais, listados na Figura 6.2. Se considerarmos todas as combinações de temperaturas anuais médias e precipitação anual média, como mostradas na figura, observamos que a maioria dos locais na Terra encontra-se localizado dentro de uma área triangular, com cantos que representam os climas úmido e quente, seco e quente e seco e frio. Regiões frias com altas precipitações atmosféricas são raras, porque a água não evapora rapidamente em baixas temperaturas, e a atmosfera em regiões frias retém pouco vapor de água.

Os nove biomas se enquadram dentro de três intervalos de temperatura, às quais nos referimos com frequência em todo este livro. Os biomas de floresta boreal e tundra têm temperaturas anuais médias que são inferiores a 5°C. Os biomas temperados – floresta pluvial temperada, floresta sazonal temperada, bosque/arbusto e campo temperado/deserto frio – são

um pouco mais quentes, com temperaturas anuais médias entre 5°C e 20°C. Finalmente, os biomas tropicais – a floresta pluvial tropical, a floresta sazonal tropical/savana e o deserto subtropical – são os biomas mais quentes, com temperaturas anuais médias superiores a 20°C. A distribuição global desses biomas está ilustrada na Figura 6.3. Como veremos, a precipitação anual média em cada uma dessas classes de temperatura pode variar amplamente.

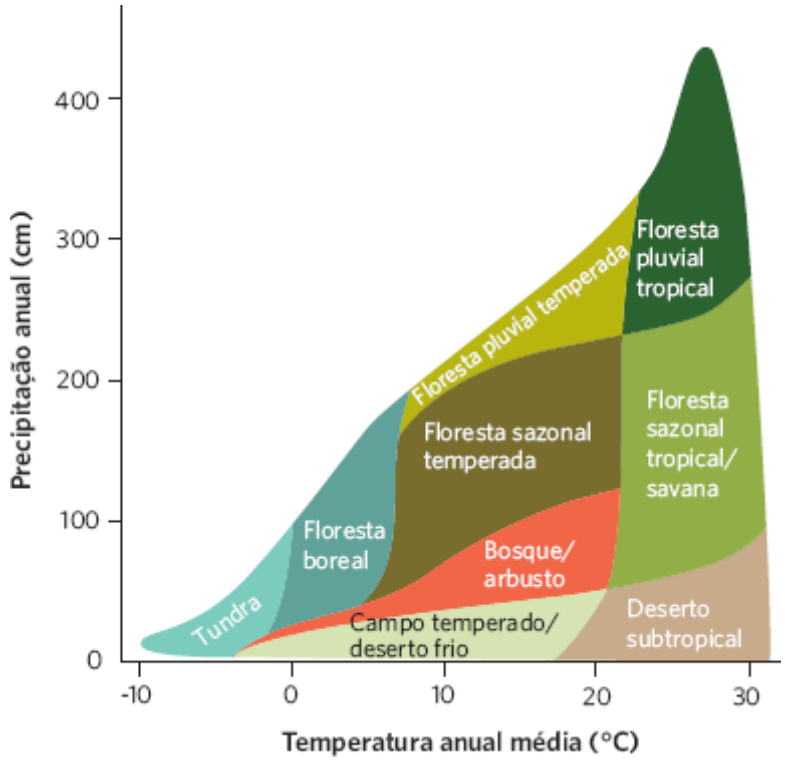


Figura 6.2 Biomas terrestres. Existem formas distintas de plantas sob diferentes combinações de precipitação e temperatura anual média.

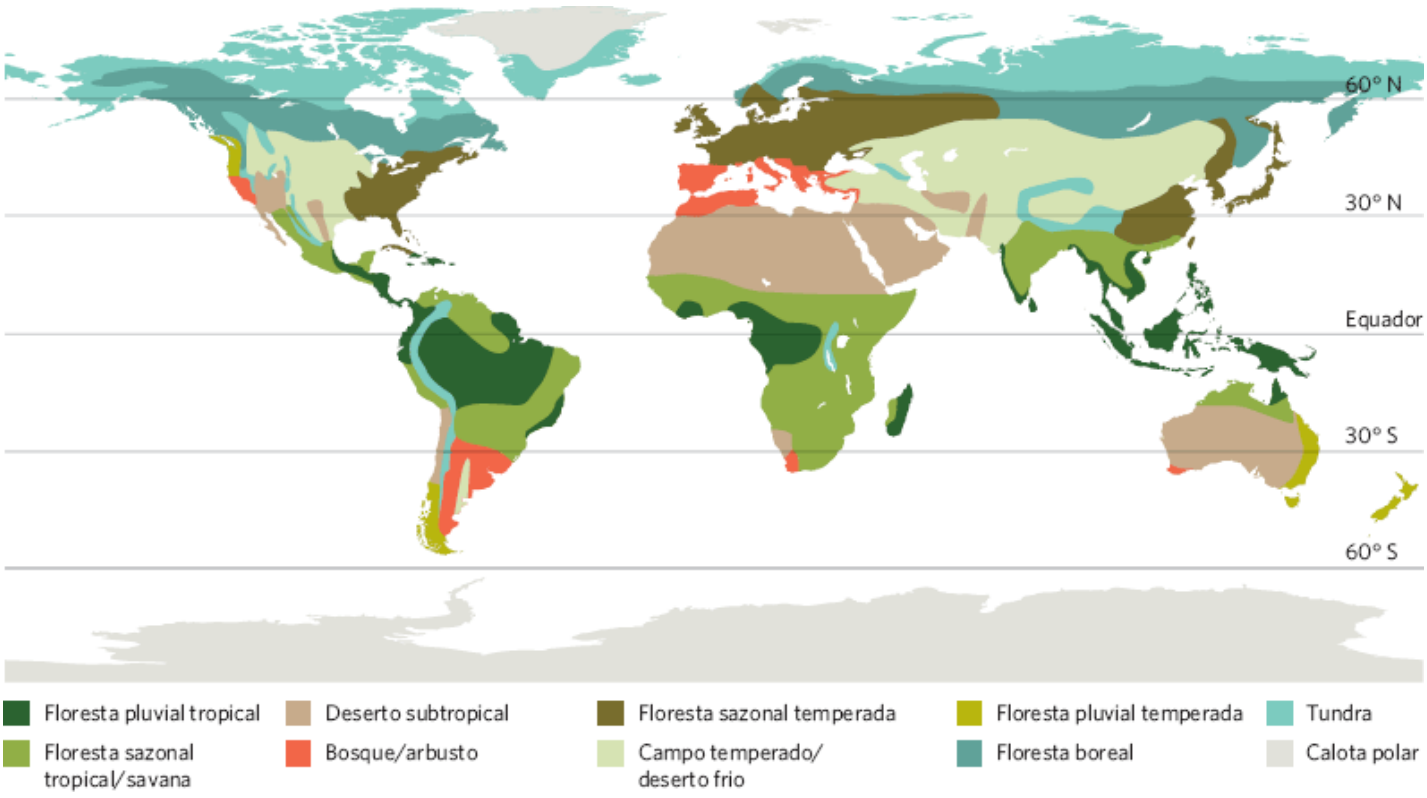


Figura 6.3 Distribuição global dos biomas. Os nove biomas terrestres representam locais com temperaturas e precipitações anuais médias semelhantes e formas de crescimento das plantas semelhantes. Também estão mostradas as calotas polares, que não têm plantas e que, portanto, não fazem parte do sistema de classificação dos biomas.

DIAGRAMAS CLIMÁTICOS

Para visualizar os padrões de temperatura e precipitação associados a determinados biomas, os cientistas utilizam **diagramas climáticos**, que são gráficos que mostram a temperatura e a precipitação médias mensais de um lugar específico

na Terra. A Figura 6.4 fornece dois exemplos de diagramas climáticos. Podemos observar que a área sombreada no eixo *x* indica os meses nos quais a temperatura média excede 0°C. Esses meses são suficientemente quentes para possibilitar o crescimento das plantas e, portanto, representam a **estação de crescimento** do bioma. Os diagramas climáticos também podem indicar se o crescimento das plantas é mais limitado pela temperatura ou pela precipitação. Para cada aumento de 10°C na temperatura, as plantas necessitam de 20 mm adicionais de precipitação mensal para atender ao aumento das necessidades de água que ocorre sob temperaturas mais quentes. Os diagramas climáticos estabelecem eixos de temperatura e precipitação, de modo que cada aumento de 10°C na temperatura média mensal corresponde a um aumento de 20 mm na precipitação mensal. Isso significa que, em qualquer mês no qual a linha da precipitação se situe abaixo da linha da temperatura, o crescimento das plantas é restringido por ausência de precipitação suficiente. Por outro lado, em qualquer mês no qual a linha da temperatura se situe abaixo da linha da precipitação, o crescimento das plantas é restringido pela temperatura. Como o clima é a força primária que determina as formas das plantas dos nove biomas diferentes, os locais ao redor do mundo que contêm um determinado bioma apresentam diagramas climáticos semelhantes.

Diagrama climático Um gráfico que mostra a temperatura e a precipitação médias mensais de um lugar específico na Terra.

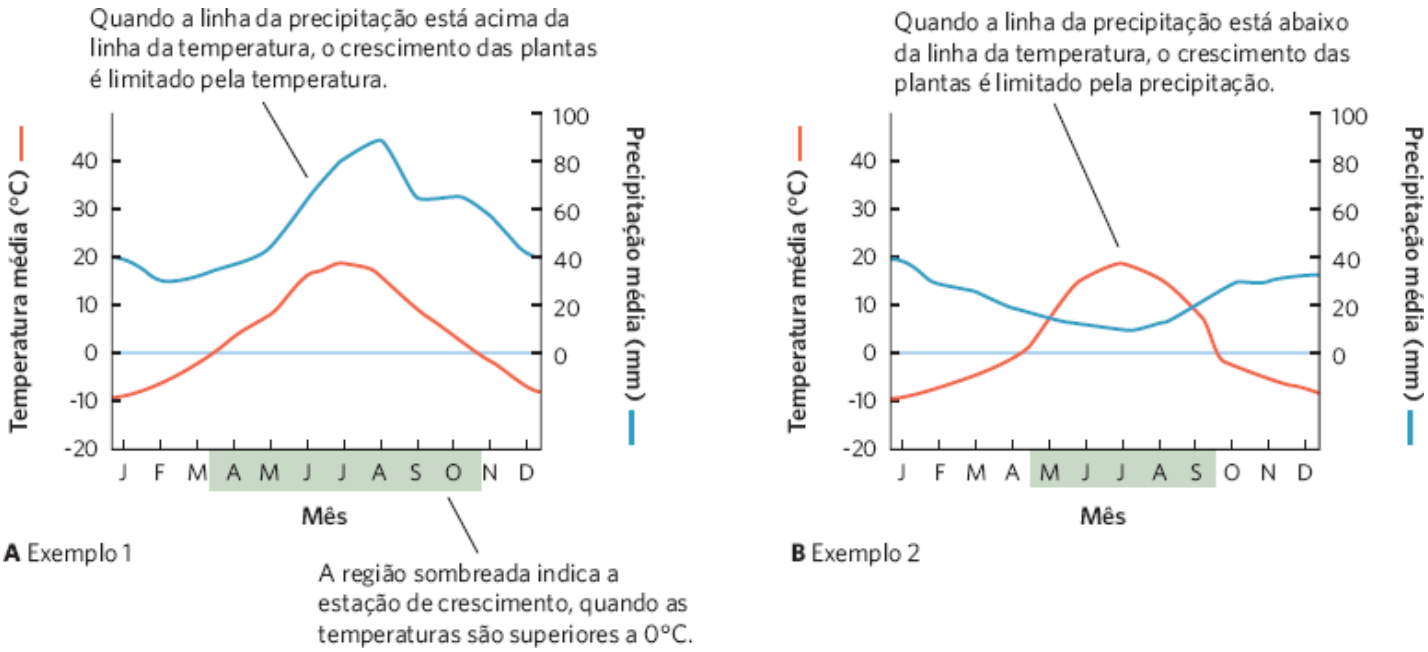


Figura 6.4 Diagramas climáticos. Ao representar graficamente os valores da temperatura e da precipitação médias mensais em função do tempo para um determinado lugar na Terra, podemos determinar como os climas variam durante todo o ano e a duração da estação de crescimento. **A.** Neste diagrama climático hipotético, há uma estação de crescimento de 7 meses e o crescimento das plantas é limitado pela temperatura durante todo o ano. **B.** Neste exemplo, há uma estação de crescimento de 5 meses e o crescimento das plantas é limitado pela precipitação.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Média, mediana e moda

Os diagramas climáticos são um modo útil de transmissão de uma boa quantidade de informações a respeito das mudanças mensais médias na temperatura e na precipitação. Embora o clima de um lugar em particular possa variar ano a ano, os diagramas climáticos mostram as condições típicas com base em diversos anos de coleta de dados. Com esses dados, é possível determinar a temperatura e a precipitação *médias* para um determinado mês. A média é calculada somando-se todos os dados e dividindo o resultado pelo número total de dados pontuais. O valor médio nos proporciona um sentido de onde o valor intermediário se situa em um conjunto de dados. Entretanto, isso assume que os dados têm uma distribuição simétrica, de modo que metade dos valores caem acima da média e metade abaixo.

Em alguns conjuntos de dados, os valores não estão distribuídos simetricamente em torno de um valor intermediário. Nesses casos, uma estimativa melhor do valor intermediário é a *mediana* que é encontrada reposicionando os dados em ordem, do menor para o maior, e encontrando o número que ocorre no meio. Se houver um número par de valores, então existem dois números no meio e a mediana é encontrada através da média desses dois números intermediários. Por exemplo, considere os valores:

95, 93, 90, 85, 81, 75, 63, 42, 21:

a média = $(95 + 93 + 90 + 85 + 81 + 75 + 63 + 42 + 21) \div 9 = 71{,}7$;

por outro lado, a mediana = 81.

Em relação a um conjunto de dados que contém um número par de valores, a mediana é calculada como a média dos dois valores intermediários. Por exemplo, considere os valores a seguir:

95, 93, 90, 85, 81, 79, 75, 63, 42, 21.

Nesse caso, há um número par de valores e dois números, 79 e 81, são os valores intermediários. Assim, a mediana é a média desses dois números = 80.

Às vezes, os cientistas não estão interessados na média ou na mediana de um conjunto de dados, mas em vez disso querem saber quais valores ocorrem com mais frequência. Nesse caso, determinam com que periodicidade cada valor ocorre; a *moda* é o valor que ocorre com mais frequência. Por exemplo, considere os valores a seguir:

95, 93, 90, 85, 81, 81, 75, 63, 42, 21.

Nessa lista, 81 aparece com mais frequência do que os outros valores, tal que a moda é 81. Em geral, a moda é útil apenas para grandes amostras, nas quais a amostragem de cada valor possível é razoavelmente boa.

EXERCÍCIO Em relação ao conjunto de dados a seguir, determine a média, a mediana e a moda.

12, 13, 15, 18, 17, 19, 18, 17, 12, 14, 10, 17, 19, 16, 17

Por que a média desses valores é diferente da mediana e da moda?

Vamos observar mais de perto os nove biomas terrestres e seus diagramas climáticos associados.

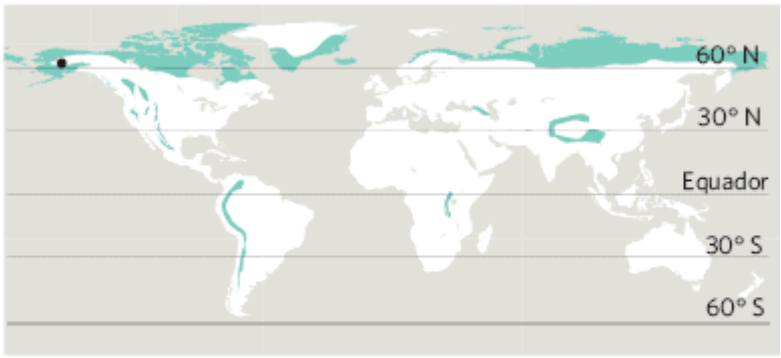
Existem nove classes de biomas terrestres

Os biomas terrestres são tradicionalmente posicionados em nove classes. Nesta seção, faremos um *tour* pelos biomas. Iniciaremos com as tundras e as florestas boreais, que têm temperaturas anuais médias inferiores a 5°C. Em seguida, examinaremos os biomas em regiões temperadas, com temperaturas médias entre 5°C e 20°C. Finalmente, exploraremos os biomas de regiões tropicais, que têm temperaturas anuais médias superiores a 20°C. Conforme veremos, os padrões sazonais e as quantidades de precipitação podem diferir muito em determinada variação de temperaturas, produzindo diferentes tipos de biomas.

Estação de crescimento Os meses em um local que são suficientemente quentes para possibilitar o crescimento das plantas.

TUNDRAS

A **tundra**, mostrada na Figura 6.5, é o bioma mais frio e caracterizada por uma extensão sem árvores sobre um solo permanentemente congelado, ou permafrost. Os solos descongelam até uma profundidade de 0,5 a 1,0 m durante a breve estação de crescimento do verão. A precipitação anual em geral é baixa, e com frequência muito inferior a 600 mm, mas nos baixios, nos quais o permafrost impede a drenagem, os solos podem permanecer saturados com água durante a maior parte da estação de crescimento. Os solos tendem a ser ácidos por causa do seu alto conteúdo de matéria orgânica e contêm poucos nutrientes. Nesse ambiente pobre em nutrientes, as plantas retêm suas folhagens durante anos. A maioria das plantas é de arbustos lenhosos prostrados anãos, que crescem baixos no solo para obter proteção sob o cobertor de neve e gelo do inverno, considerando que qualquer coisa que se projete acima da superfície da neve desaparece com o sopro dos cristais de gelo. Durante a maior parte do ano, a tundra é um ambiente excessivamente rigoroso, mas durante os dias de verão com 24 h de luz solar, existe uma intensa atividade biológica.



Parque Nacional, Alasca, EUA
Precipitação média anual: 343 mm

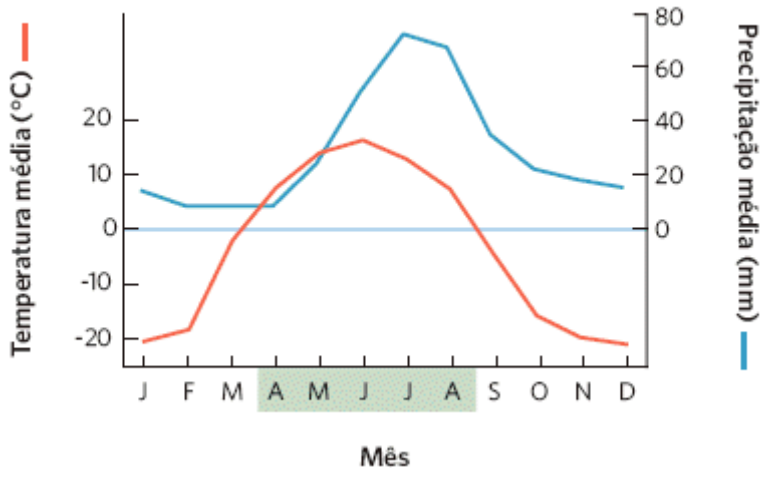


Figura 6.5 Bioma de tundra. O Parque Nacional Denali no Alasca é um exemplo de um bioma de tundra, que é caracterizado por ausência de árvores e solo que está permanentemente congelado. (Direitos autorais da fotografia, Johnny Johnson.)

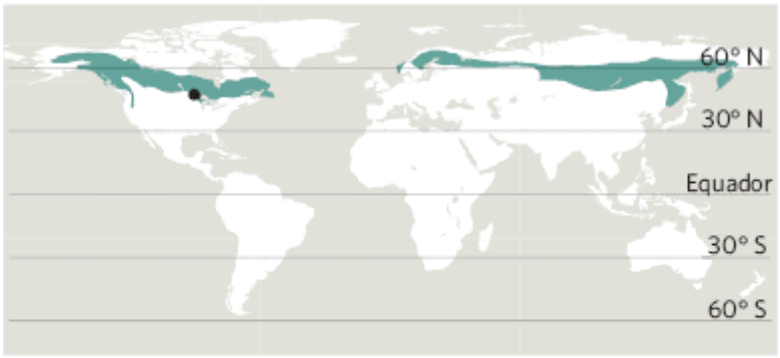
A tundra é encontrada nas regiões árticas da Rússia, Canadá, Escandinávia e Alasca, e nas regiões antárticas ao longo da fronteira da Antártida e ilhas vizinhas. Em altas elevações nas latitudes temperadas, até mesmo nos trópicos, encontra-se uma vegetação que se assemelha à da tundra ártica, incluindo algumas das mesmas espécies ou seus parentes próximos. Essas áreas de *tundra alpina* acima da linha das árvores ocorrem amplamente nas Montanhas Rochosas da América do Norte, nos Alpes da Europa e, especialmente, no Platô do Tibete na Ásia Central. Apesar de suas semelhanças, a tundra alpina e a ártica têm diferenças importantes. As áreas de tundra alpina em geral têm estações de crescimento mais quentes e mais longas, mais alta precipitação, invernos menos rigorosos, maior produtividade, solos mais bem drenados e mais alta diversidade de espécies do que a tundra ártica. Ainda assim, as condições do inverno rigoroso em última instância limitam o crescimento das árvores.

FLORESTAS BOREAIS

Estendendo-se em um amplo cinturão centralizado aproximadamente a 50° N na América do Norte e 60° N na Europa e na Ásia, encontra-se a *floresta boreal*. Como mostrado na Figura 6.6, a **floresta boreal**, por vezes denominada **taiga**, é um bioma densamente ocupado por árvores com acículas perenes, com uma estação de crescimento curta e invernos rigorosos. A temperatura anual média é inferior a 5°C. A precipitação anual em geral varia entre 40 e 1.000 mm, e em virtude da baixa evaporação, os solos são úmidos durante a maior parte da estação de crescimento. A vegetação é composta por faixas densas e aparentemente intermináveis de árvores altas de acículas perenes, de 10 a 20 m de altura, na maior parte espruces e abetos. Por causa das baixas temperaturas, a serapilheira vegetal se decompõe muito lentamente e se acumula na superfície do solo, formando um dos maiores reservatórios de carbono orgânico sobre a Terra. A serapilheira de acículas produz altos níveis de ácidos orgânicos, de modo que os solos são ácidos, fortemente podzolizados, e, em geral, de baixa fertilidade. As estações de crescimento raramente excedem 100 dias, e frequentemente têm metade dessa duração. A vegetação é extremamente tolerante ao congelamento; as temperaturas podem atingir –60°C durante o inverno. Como poucas espécies conseguem sobreviver nessas condições rigorosas, a diversidade de espécies é muito baixa. A floresta boreal não é adequada para a agricultura, mas serve como uma fonte de produtos como madeira e papel.

Tundra O bioma mais frio, caracterizado por uma extensão sem árvores acima de um solo permanentemente congelado.

Floresta boreal Um bioma densamente ocupado por árvores de acículas perenes, com uma estação de crescimento curta e invernos rigorosos. *Também conhecida como* **Taiga**.



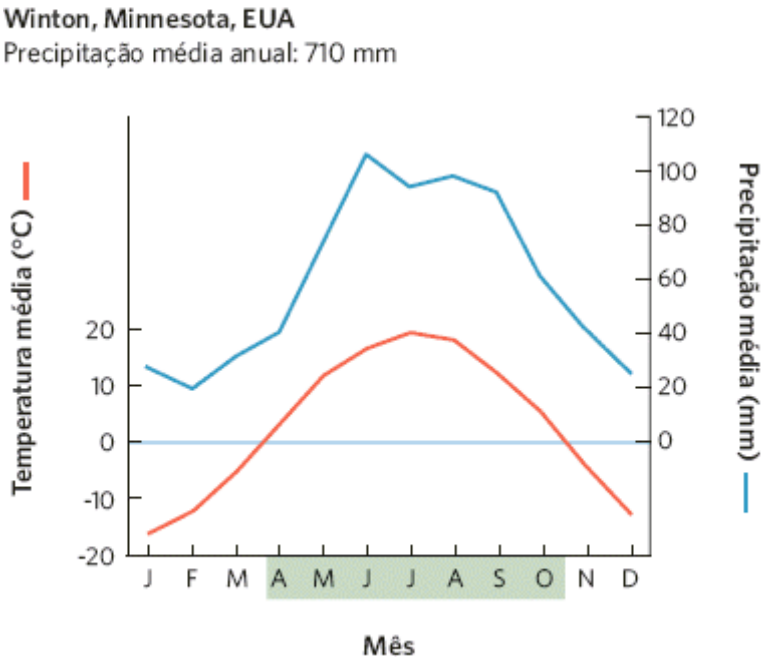
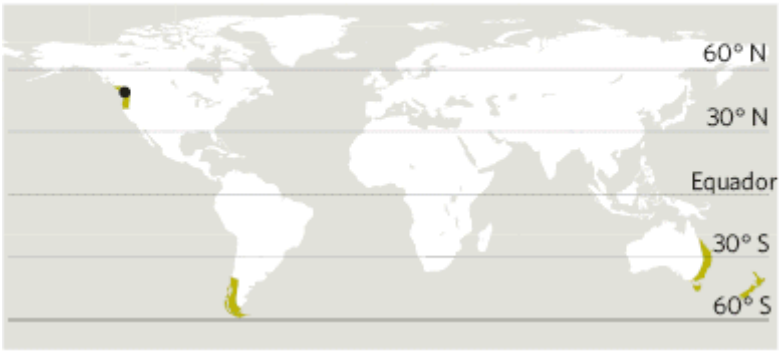


Figura 6.6 Bioma de floresta boreal. As florestas boreais, como esta na Área de Vida Selvagem Boundary Waters Canoe da Floresta Nacional Superior, em Minnesota, têm tipicamente temperaturas frias e são dominadas por árvores perenes, incluindo espruces e abetos. (Fotografia de Gary Cook/Alamy.)

FLORESTAS PLUVIAIS TEMPERADAS

À medida que nos aproximamos do equador, encontramos os quatro biomas temperados: floresta pluvial temperada, floresta sazonal temperada, bosque/arbusto e campo temperado/deserto frio. O bioma de **floresta pluvial temperada**, mostrado na Figura 6.7, é conhecido por temperaturas amenas e precipitação abundante, e é dominado por florestas perenes. Essas condições são devidas às correntes oceânicas quentes próximas. Esse bioma é o mais extensivo próximo da costa do Pacífico no noroeste da América do Norte e no sul do Chile, Nova Zelândia e Tasmânia. Os invernos amenos e chuvosos e os verões nebulosos criam condições que suportam as florestas perenes. Na América do Norte, essas florestas são dominadas no sul pela sequoia-vermelha (*Sequoia sempervirens*) costeira e ao norte pelo abeto-de-douglas. Essas árvores têm tipicamente 60 a 70 m de altura e podem crescer até mais de 100 m, o que as torna muito atrativas para o cultivo como madeira. Os ecólogos não compreendem por que esses locais são dominados por árvores de acículas, mas registros fósseis

mostram que essas comunidades de plantas são muito antigas e são remanescentes de florestas que eram vastamente mais extensas há 70 milhões de anos. Diferente das florestas pluviais tropicais, as pluviais temperadas tipicamente contêm poucas espécies.



Carmanah Point, Colúmbia Britânica, Canadá
Precipitação média anual: 2.991 mm

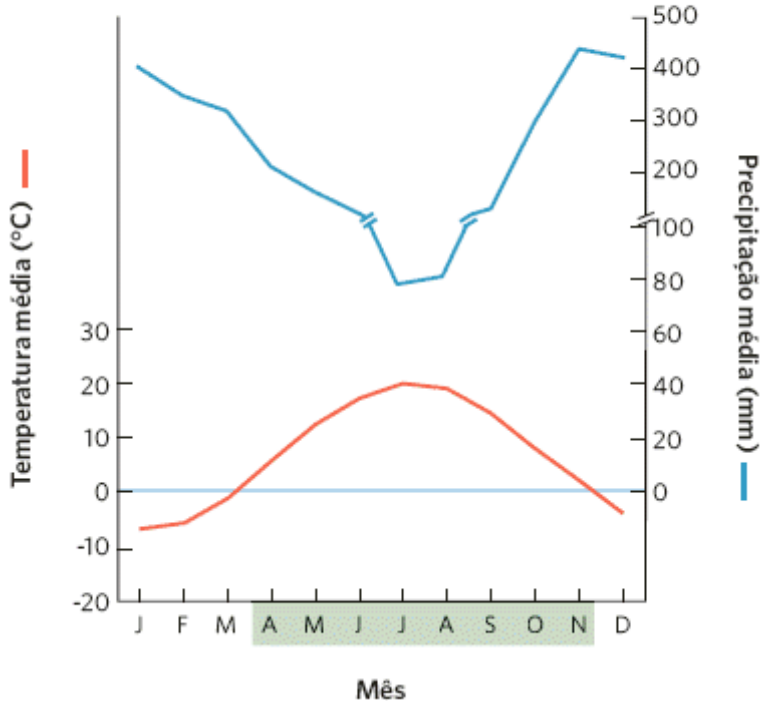


Figura 6.7 Bioma de floresta pluvial temperada. As florestas pluviais temperadas existem ao longo das costas de diversos continentes, incluindo esta floresta de árvores espruce-de-Sitka (*Picea sitchensis*) gigantes na Colúmbia Britânica, no Canadá. Elas têm temperaturas amenas e altas quantidades de precipitação. (Fotografia de Radius Images/Alamy.)

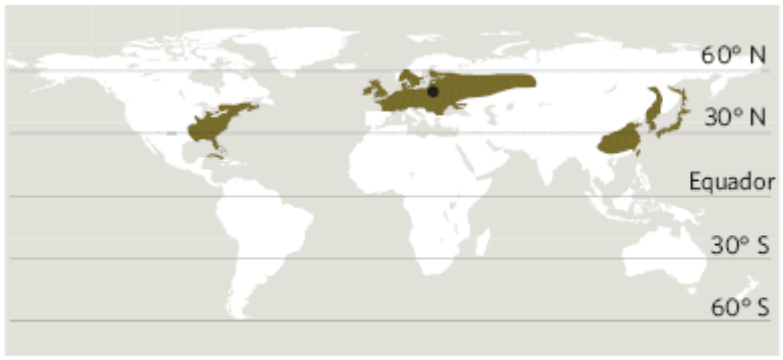
Floresta pluvial temperada Um bioma conhecido por temperaturas amenas e precipitação abundante, dominado por florestas perenes.

FLORESTAS SAZONAIS TEMPERADAS

O bioma de **floresta sazonal temperada**, mostrado na Figura 6.8, ocorre sob condições de temperatura e precipitação moderada, e é dominado por árvores decíduas. As temperaturas no inverno podem ser inferiores ao ponto de congelamento nesse bioma. As condições ambientais nesse bioma flutuam muito mais do que nas florestas pluviais temperadas, porque não se beneficiam dos efeitos de moderação das águas oceânicas quentes próximas. Na América do Norte, a forma dominante de crescimento das plantas é a de árvores decíduas, que perdem suas folhas todos os outonos, e que incluem o bordo, a faia e o carvalho. Na América do Norte, esse bioma se estende pelo leste dos EUA e sudeste do Canadá; também está amplamente distribuído na Europa e no leste da Ásia. Esse bioma não é comum no Hemisfério Sul, onde a maior proporção de superfície oceânica em relação à terra modera as temperaturas de inverno em altas altitudes e impede o congelamento.

No Hemisfério Norte, a duração da estação de crescimento nesse bioma varia de 130 dias nas latitudes mais altas até 180 dias nas latitudes mais baixas. A precipitação normalmente excede a evaporação e a transpiração; consequentemente, a água tende a descer através dos solos e drenar a partir da paisagem como água subterrânea e como riachos e rios de superfície. Os solos frequentemente são podzolizados, tendem a ser discretamente ácidos e moderadamente lixiviados e, por causa da matéria orgânica abundante, têm a cor marrom. A vegetação com frequência inclui uma camada de espécies de árvores menores e arbustos debaixo das árvores dominantes, bem como plantas herbáceas no chão da floresta. Muitas dessas herbáceas completam o seu crescimento e florescem no início da primavera, antes que as folhas das árvores tenham brotado totalmente.

As partes mais quentes e mais secas do bioma de floresta sazonal temperada, especialmente onde os solos são arenosos e pobres em nutrientes, tendem a desenvolver florestas de acículas dominadas por pinheiros. O mais importante desses ecossistemas na América do Norte são as florestas de pinheiros das planícies costeiras do Atlântico e do Golfo nos EUA; também existem florestas de pinheiros em elevações mais altas no oeste dos EUA. Devido ao clima quente no sudeste dos EUA, ali os solos normalmente são pobres em nutrientes. A baixa disponibilidade de nutrientes e água favorece as árvores de acículas perenes, que resistem à dessecação e perdem nutrientes lentamente, porque retêm suas acículas por vários anos. Os solos nesse bioma tendem a ser secos e incêndios são frequentes, embora a maioria das espécies seja capaz de resistir aos danos dos incêndios. A floresta sazonal temperada foi um dos primeiros biomas que os colonizadores europeus na América do Norte utilizaram para a agricultura.



Bialystok, Podlaskie, Polônia
Precipitação média anual: 580 mm

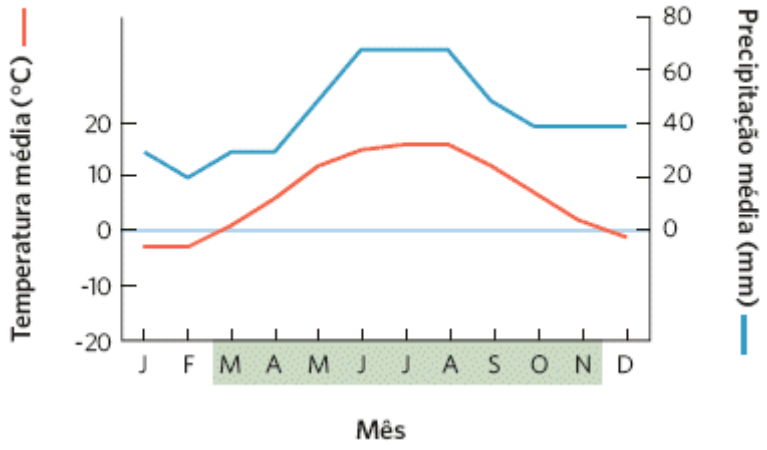
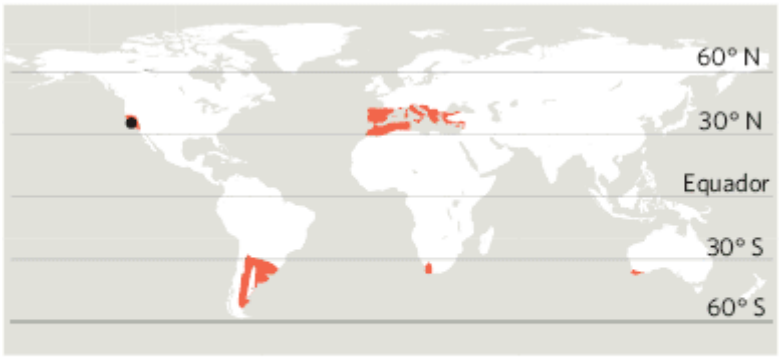


Figura 6.8 Bioma de floresta sazonal temperada. As florestas sazonais temperadas têm verões quentes, invernos frios, e uma quantidade moderada de precipitação, que favorecem o crescimento de árvores decíduas. Aqui está ilustrada a floresta de Bialowieza, na Polônia. (Fotografia de Aleksander Bolbot/age fotostock.)

Floresta sazonal temperada Um bioma com condições de temperatura e precipitação moderada, dominado por árvores decíduas.

BOSQUES/ARBUSTOS

O bioma de **bosque/arbusto**, mostrado na Figura 6.9, é caracterizado por verões quentes e secos e invernos amenos e úmidos, uma combinação que favorece o crescimento de gramíneas e arbustos tolerantes às secas. Como esse tipo de clima é encontrado em torno da maior parte do Mar Mediterrâneo, ele é frequentemente denominado clima mediterrâneo, independentemente de onde efetivamente ocorra. O bioma de bosque/arbusto tem nomes regionais muitos diferentes, incluindo *chaparral* no sul da Califórnia, *matorral* (em espanhol) na América do Sul, *fynbos* no sul da África e *maquis* na área que circunda o Mar Mediterrâneo.



Paso Robles, Califórnia, EUA
Precipitação média anual: 280 mm

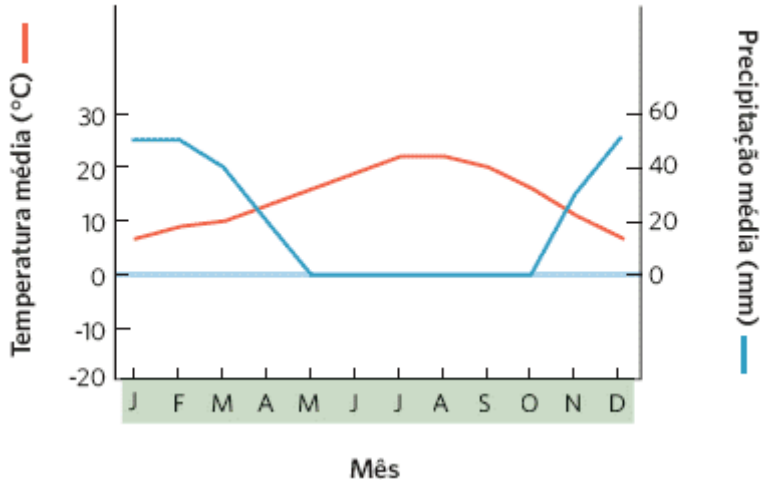


Figura 6.9 Bioma de bosque/arbusto. Esse bioma é caracterizado por verões quentes e secos e invernos amenos e úmidos, uma combinação que favorece o crescimento de gramíneas e arbustos tolerantes às secas. Um exemplo desse bioma pode ser encontrado em Paso Robles, na Califórnia. (Fotografia de Gary Crabbe/Enlightened Images.)

Como você pode ver no diagrama climático, embora exista uma estação de crescimento de 12 meses, o crescimento das plantas é limitado pelas condições secas no verão e pelas temperaturas baixas no inverno. Esse bioma sustenta uma vegetação arbustiva perene e densa, de 1 a 3 m de altura, com raízes profundas e folhagem resistente à seca. As folhas pequenas e duradouras das plantas típicas do clima mediterrâneo conferiram a elas o rótulo de vegetação **esclerófila** ("de folhas duras"). Os incêndios são frequentes no bioma de bosque/arbusto, e a maioria das plantas têm sementes ou coroas de raízes resistentes ao fogo, que brotam novamente logo após um incêndio. O uso humano tradicional desse bioma tem sido dedicado para pastagem e plantações com raízes profundas, como as videiras.

CAMPOS TEMPERADOS/DESERTOS FRIOS

O bioma de **campo temperado/deserto frio**, mostrado na Figura 6.10, é caracterizado por verões quentes e secos e invernos frios e rigorosos, e é dominado por gramíneas, plantas florescentes não lenhosas e arbustos adaptados à seca. O

crescimento das plantas é limitado por uma ausência de precipitações no verão e por temperaturas frias no inverno. O bioma também é conhecido por uma diversidade de diferentes nomes ao redor do mundo, incluindo *pradarias* na América do Norte, *pampas* na América do Sul e *estepes* no leste da Europa e na Ásia Central.

Assim como o nome do bioma sugere, as formas de plantas dominantes nos campos temperados são gramíneas e plantas florescentes não lenhosas, que estão bem adaptadas aos incêndios frequentes. A precipitação varia amplamente nesse bioma. Por exemplo, no limite leste das pradarias norte-americanas, a precipitação anual pode ser de 1.000 mm. Nessas áreas, as gramíneas podem crescer até mais de 2 m de altura e são denominadas *pradarias de gramíneas altas*. Até existe umidade suficiente nessas áreas para sustentar o crescimento de árvores, mas os incêndios frequentes impedem que as árvores se tornem um componente dominante desse bioma. À medida que nos movemos para oeste, a precipitação anual cai para 500 mm ou menos. Nessas áreas, as gramíneas em geral não crescem mais do que 0,5 m e são denominadas *pradarias de gramíneas baixas*. Como a precipitação não é frequente, os detritos orgânicos não se decompõem rapidamente, tornando os solos ricos em matéria orgânica. Além disso, a baixa acidez dos solos significa que eles não são fortemente lixiviados e tendem a ser ricos em nutrientes.

Mais a oeste, na América do Norte, a precipitação anual cai abaixo de 250 mm, e os campos temperados se transformam em desertos frios, também conhecidos como desertos temperados. Nos EUA, o deserto frio se estende ao longo da maior parte da Grande Bacia, que se situa na sombra de chuva da Serra Nevada e da Cordilheira das Cascatas. Na parte norte da região, a planta dominante é a artemísia, enquanto em direção ao sul e em solos razoavelmente mais úmidos predominam juníperos e árvores de pinhão amplamente espaçados, que formam bosques abertos com árvores com menos de 10 m de altura e coberturas esparsas de gramíneas. Nesses desertos frios, a evaporação e a transpiração excedem a precipitação durante a maior parte do ano, de modo que os solos são secos. Incêndios não são frequentes nos desertos frios, porque o *habitat* produz pouca matéria orgânica para a combustão. Entretanto, devido à baixa produtividade das comunidades de plantas, o pastejo pode exercer uma forte pressão sobre a vegetação, e até mesmo favorecer a persistência dos arbustos, que não são bons para o forrageio. De fato, muitos campos no oeste dos EUA e em outros locais no mundo foram convertidos em desertos por causa do pastejo excessivo.

Bosque/arbusto Um bioma caracterizado por verões quentes e secos e invernos amenos e úmidos, uma combinação que favorece o crescimento de gramíneas e arbustos tolerantes à seca.

Esclerófila Vegetação que possui folhas pequenas e duradouras.

Campo temperado/deserto frio Um bioma caracterizado por verões quentes e secos e invernos frios e rigorosos, que é dominado por gramíneas, plantas florescentes não lenhosas e arbustos adaptados à seca.

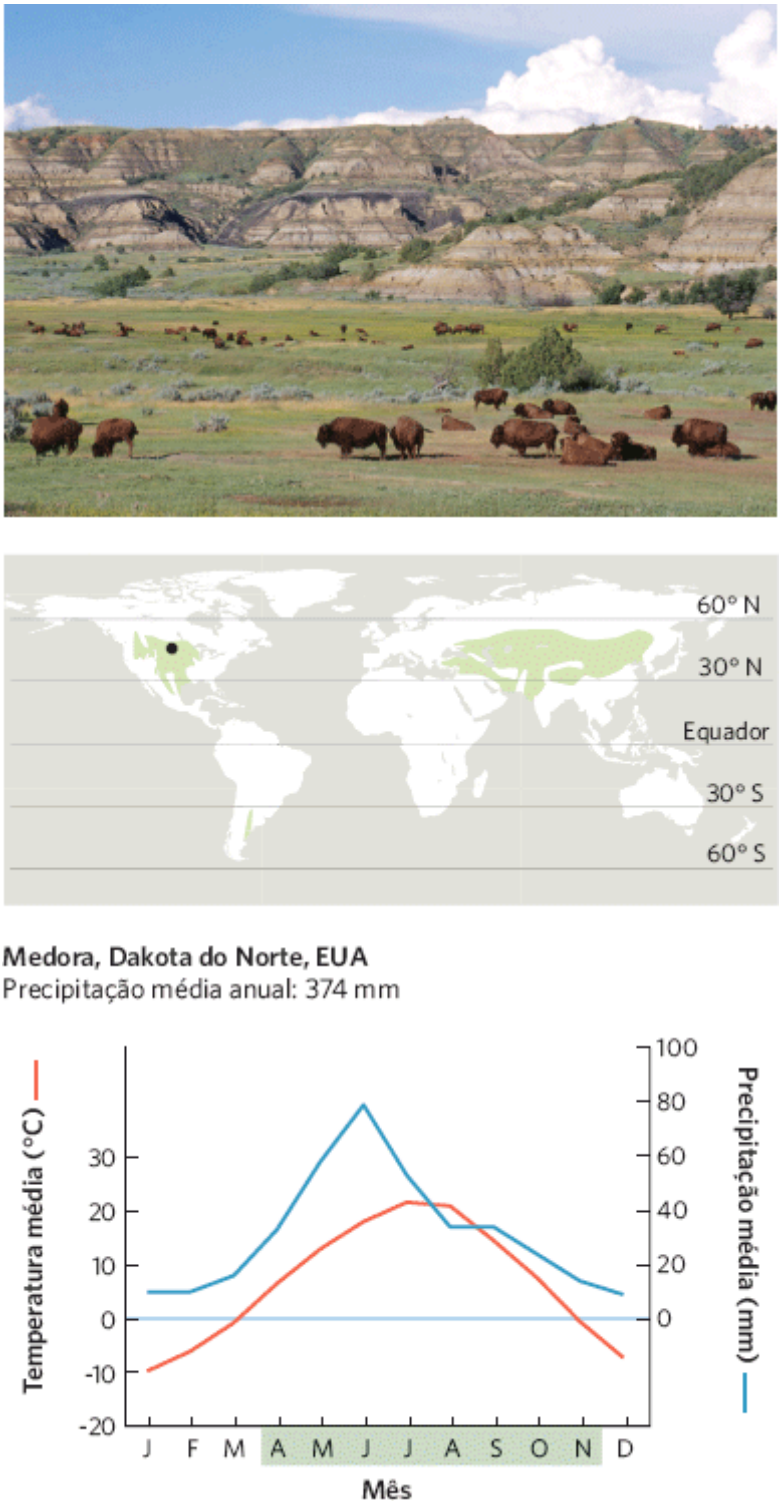


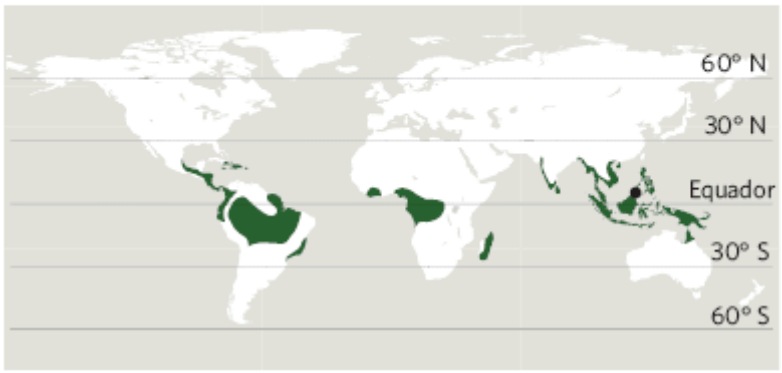
Figura 6.10 Bioma de campo temperado/deserto frio. Os campos, como este no Parque Nacional Theodore Roosevelt, na Dakota do Norte, são caracterizados por verões quentes e secos e invernos muito frios. Onde a umidade é mais abundante, a vegetação dominante é a gramínea. Onde a umidade é menos abundante, nas áreas conhecidas como desertos frios, a vegetação dominante é composta por arbustos amplamente dispersos. (Fotografia de Thomas e Pat Leeson/Science Source.)

FLORESTAS PLUVIAIS TROPICAIS

Nosso grupo final de biomas é encontrado em áreas de temperaturas tropicais e inclui as florestas pluviais tropicais, as florestas sazonais tropicais/savanas e os desertos subtropicais. As **florestas pluviais tropicais**, mostradas na Figura 6.11, situam-se dentro de 20° N e 20° S do equador, são quentes e chuvosas, e caracterizadas por diversas camadas de vegetação exuberante. As florestas pluviais tropicais têm uma copa contínua de árvores com 30 a 40 m, com árvores emergentes que ocasionalmente alcançam 55 m. Árvores mais baixas e arbustos formam uma camada conhecida como *sub-bosque* abaixo da copa. O sub-bosque também contém uma abundância de epífitas e videiras. A diversidade das espécies é mais alta nas florestas pluviais tropicais do que em qualquer outro local sobre a Terra. Esse bioma ocorre em uma grande parte da América Central, na Bacia Amazônica, no Congo no sul da África Ocidental, no lado leste de Madagascar, no Sudeste da Ásia e na costa nordeste da Austrália. Entretanto, em muitos desses locais uma grande parte da floresta pluvial foi destruída para a obtenção de madeira e para abrir espaço para a agricultura.

Os climas que sustentam as florestas pluviais tropicais são sempre quentes e recebem no mínimo 2.000 mm de precipitação durante o ano, raramente com menos de 100 mm durante qualquer mês. O clima da floresta pluvial tropical exibe dois picos de precipitação centrados nos equinócios, que correspondem aos períodos em que a zona de convergência intertropical passa sobre o equador. Os solos da floresta pluvial são tipicamente antigos e profundamente intemperizados. Como são relativamente desprovidos de húmus e argila, assumem a coloração avermelhada dos óxidos de alumínio e ferro e retêm poucos nutrientes. Apesar da inadequada capacidade desses solos de reter nutrientes, a produtividade biológica das florestas pluviais tropicais por unidade de área excede aquela de qualquer outro bioma terrestre. Além disso, a biomassa em pé excede aquela de todos os outros biomas, com exceção das florestas pluviais temperadas. Esse tremendo crescimento é possível em virtude das contínuas altas temperaturas, a umidade abundante causa uma rápida decomposição da matéria orgânica e a vegetação imediatamente assimila os nutrientes liberados. Embora a rápida ciclagem dos nutrientes sustente a alta produtividade da floresta pluvial, ela também torna o ecossistema da floresta pluvial extremamente vulnerável a perturbações. Quando as florestas pluviais tropicais são derrubadas e queimadas, muitos dos nutrientes são removidos nos troncos ou sobem na forma de fumaça. Solos vulneráveis são rapidamente erodidos e preenchem os riachos com silte. Em muitos casos, o ambiente é degradado muito rápido e a paisagem se torna improdutiva.

Floresta pluvial tropical Um bioma quente e chuvoso, caracterizado por diversas camadas de vegetação exuberante.



Sandakan, Sabah, Malásia
Precipitação anual média: 3.060 mm

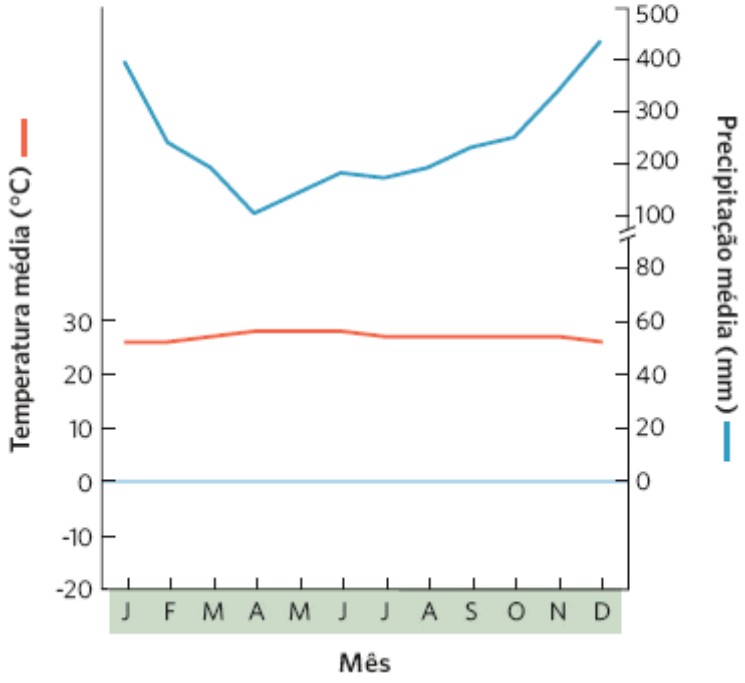


Figura 6.11 Bioma de floresta pluvial tropical. As florestas pluviais tropicais, como esta em Bornéu, apresentam temperaturas muito quentes e quantidades muito altas de precipitação. Como resultado, esse bioma apresenta diversas camadas de vegetação exuberante. (Fotografia de Nick Garbutt/naturepl.com.)

FLORESTAS SAZONAIS TROPICAIS/SAVANAS

As **florestas sazonais tropicais**, mostradas na Figura 6.12, estão localizadas em sua maior parte além de 10° N e 10° S do equador. Essas regiões sofrem temperaturas quentes e, à medida que a zona de convergência intertropical se move durante o ano, estações pronunciadamente úmidas e secas. Como as florestas sazonais tropicais têm uma preponderância de árvores decíduas que desfolham durante a estação seca, esse bioma por vezes é denominado *floresta decídua tropical*. Nas áreas em que a estação seca é mais longa e mais severa, a vegetação se torna mais baixa e desenvolve espinhos para proteger as

folhas contra os animais pastadores. Com períodos secos ainda mais longos, a vegetação se transforma de floresta seca em floresta espinhosa, e finalmente em *savanas*, que são paisagens abertas que contêm gramíneas e árvores ocasionais, incluindo acácias e baobás.

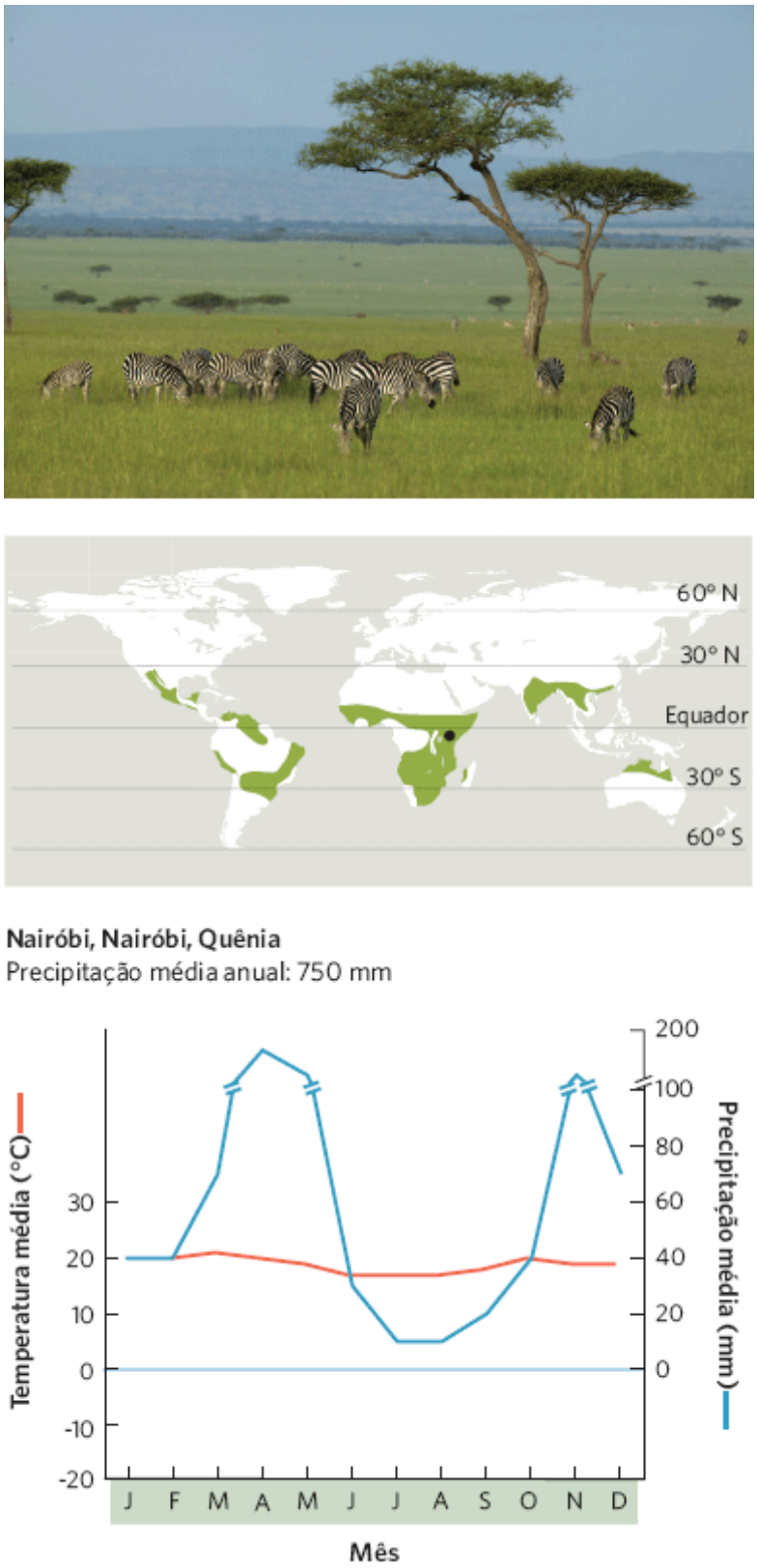


Figura 6.12 Bioma de floresta sazonal tropical/savana. As florestas sazonais tropicais e as savanas apresentam temperaturas quentes, assim como as florestas pluviais tropicais, mas também estações úmidas e secas distintas por causa do deslocamento da zona de convergência intertropical. Em consequência, esse bioma tem árvores que desfolham durante a estação seca. Um exemplo desse bioma pode ser observado na Reserva Nacional Masai Mara do Quênia. (Fotografia de Denis-Huot/ZUMAPRESS/Newscom.)

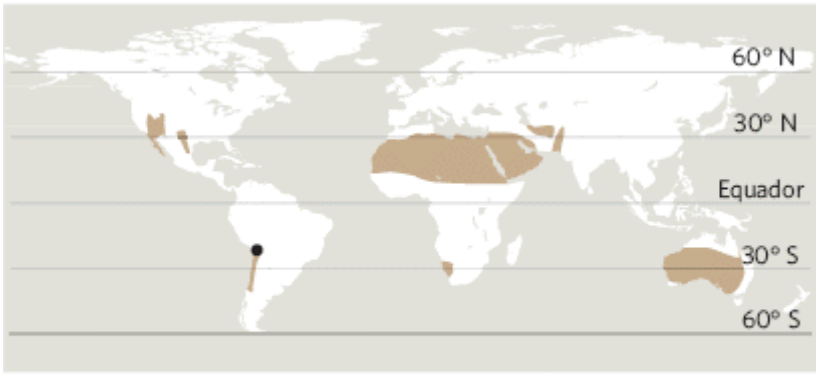
Floresta sazonal tropical Um bioma com temperaturas quentes e estações úmidas e secas pronunciadas, dominado por árvores decíduas que desfolham durante a estação seca.

O bioma de floresta sazonal tropical/savana ocorre na América Central, na costa do Atlântico da América do Sul, na África Subsaariana, no Sudeste Asiático e no noroeste da Austrália. Incêndio e pastagem desempenham papéis importantes na manutenção das características do bioma de savana. Sob essas condições, as gramíneas conseguem persistir melhor do que outras formas de vegetação. Quando o pastejo e os incêndios são evitados dentro de um *habitat* de savana, uma floresta seca frequentemente começa a se desenvolver. Assim como nos ambientes tropicais mais úmidos, os solos tendem a reter inadequadamente os nutrientes, mas as temperaturas quentes favorecem a rápida decomposição que proporciona uma reciclagem dos nutrientes para dentro do solo, que as árvores conseguem captar rapidamente e utilizar para o crescimento e a reprodução. Essa rápida ciclagem dos nutrientes também torna esse bioma um local atrativo para a agricultura, incluindo a criação de gado. Na costa do Pacífico da América Central e na costa do Atlântico da América do Sul, por exemplo, mais de 99% desse bioma foram convertidos em agricultura.

DESERTOS SUBTROPICAIS

Os **desertos subtropicais**, mostrados na Figura 6.13, são caracterizados por temperaturas quentes, precipitação escassa, estações de crescimento longas e vegetação esparsa. Também conhecidos como *desertos quentes*, os desertos subtropicais se desenvolvem entre 20° e 30° ao norte e ao sul do equador, em áreas associadas ao ar quente que desce das células de Hadley. Os desertos subtropicais incluem o Deserto de Mojave na América do Norte, o Deserto do Saara na África, o Deserto da Arábia no Oriente Médio e o Grande Deserto de Vitória na Austrália.

Devido à baixa precipitação, os solos dos desertos subtropicais são rasos, virtualmente desprovidos de matéria orgânica, e de pH neutro. Enquanto as artemísias predominam nos desertos frios da Grande Bacia, os arbustos creosotos (*Larrea tridentata*) dominam os desertos subtropicais das Américas. Locais mais úmidos sustentam uma profusão de cactos suculentos, arbustos e pequenas árvores, como a mesquita e o palo-verde (*Cercidium microphyllum*). A maioria dos desertos subtropicais recebe precipitações de verão. Após as chuvas de verão, muitas plantas herbáceas brotam a partir de sementes dormentes, crescem rapidamente e se reproduzem antes que os solos ressequem novamente. Poucas plantas nos desertos subtropicais são tolerantes ao congelamento. A diversidade das espécies em geral é muito mais alta do que em terrenos áridos temperados.



Antofagasta, Antofagasta, Chile
Precipitação média anual: 0 mm

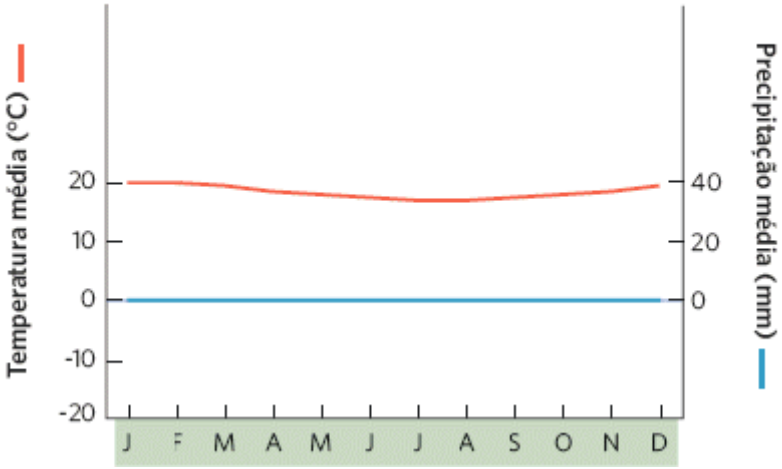


Figura 6.13 Bioma de deserto subtropical. Os desertos subtropicais, como o deste local no deserto do Atacama do Chile, apresentam temperaturas quentes e precipitação escassa, o que favorece as plantas resistentes às secas, como os cactos, os arbustos creosotos, a mesquita e as euforbiáceas. (Fotografia de Imagebroker.net/Photoshot.)

Biomas aquáticos são classificados por seu fluxo, profundidade e salinidade

Como discutimos anteriormente neste capítulo, os ecólogos classificam os biomas aquáticos com a utilização de diversos fatores físicos, incluindo profundidade da água, fluxo da água e salinidade. Os principais tipos de biomas aquáticos incluem riachos e rios, lagos e lagoas, alagados de água doce, charcos salgados, manguezais, zonas entremarés, recifes de corais e o oceano aberto.

Deserto subtropical Um bioma caracterizado por temperaturas quentes, precipitação escassa, estações de crescimento longas e vegetação esparsa.

RIACHOS E RIOS

Como os riachos e rios são caracterizados por água doce fluindo, geralmente são denominados sistemas **lóticos**. Embora não exista uma especificação exata para determinar as diferenças na classificação entre um riacho e um rio, em geral, **riachos**, também denominados **córregos**, são canais estreitos de água doce com fluxo rápido, enquanto **rios** são canais largos de água doce com fluxo lento (Figura 6.14). À medida que os riachos fluem para baixo a partir de suas nascentes, eles se unem a outros riachos e finalmente aumentam o suficiente para que sejam considerados um rio. Riachos e alguns rios normalmente são margeados por uma **zona ripária**, que é uma faixa de vegetação terrestre influenciada por alagamentos sazonais e pela elevação de lençóis freáticos.

À medida que nos movemos rio abaixo, a água flui mais lentamente, e se torna mais quente e mais rica em nutrientes. Sob essas condições, os ecossistemas em geral se tornam mais complexos e produtivos. Em geral, os riachos sustentam menos espécies do que outros biomas aquáticos. Pequenos riachos normalmente são sombreados e pobres em nutrientes, o que limita a produtividade de algas e outros organismos fotossintéticos. Uma grande parte do conteúdo orgânico dos ecossistemas de riachos depende de entradas **alóctones** de matéria orgânica, tais como folhas, que vêm de fora do ecossistema. Nos grandes rios, uma proporção mais alta das entradas orgânicas é **autóctone**, o que significa que são produzidas dentro do ecossistema por algas e plantas aquáticas. À medida que os rios progridem a partir da sua nascente, tipicamente se tornam mais largos, se movimentam mais lentamente, são carregados mais fortemente com nutrientes e são mais expostos à luz solar direta. Eles também acumulam sedimentos que são trazidos da terra e transportados rio abaixo. A alta turbidez causada por sedimentos em suspensão nas partes mais baixas dos rios que contêm muito silte pode bloquear a luz e reduzir a produção.

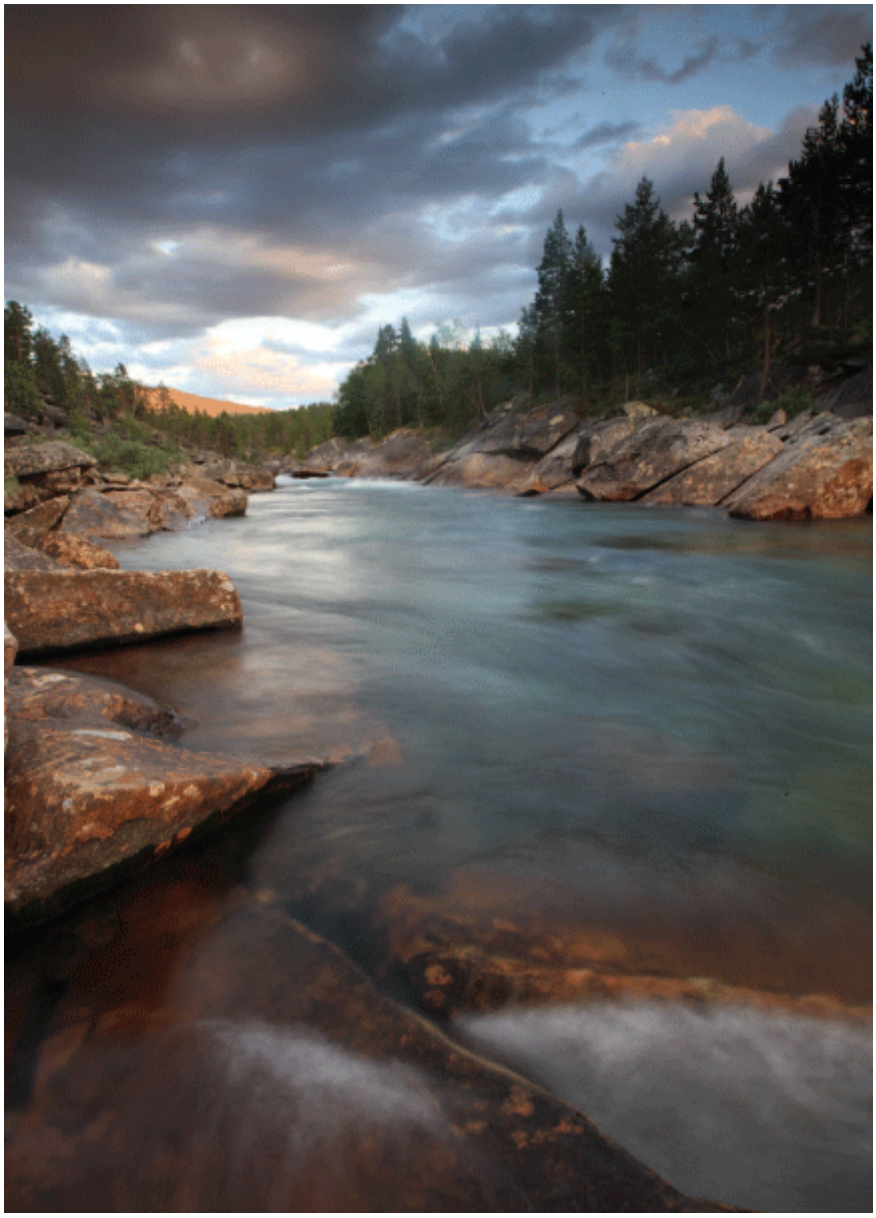


Figura 6.14 Riachos e rios. Riachos e rios são caracterizados pela água doce fluindo. Este exemplo é no Rio Vefsna na Noruega. (Fotografia de Biosphoto/Erwan Balança.)

Os sistemas lóticos são extremamente sensíveis à modificação do seu fluxo de água pelas represas. Nos EUA, dezenas de milhares de represas – construídas para controlar enchentes, proporcionar água para a irrigação ou produzir eletricidade – interrompem o fluxo dos riachos. As represas também alteram a temperatura da água e as taxas de sedimentação. Normalmente, a água atrás das represas se torna mais quente, e o fundo dos riachos originais é preenchido por silte, que destrói o *habitat* para peixes e outros organismos aquáticos. A água liberada rio abaixo das grandes represas normalmente tem baixas concentrações de oxigênio dissolvido. A utilização de represas para o controle de enchentes altera os ciclos sazonais naturais de alagamentos, que são necessários para a manutenção de muitos tipos de *habitats* ripários em planícies aluviais. As represas também interrompem o movimento natural dos organismos aquáticos rio acima e rio abaixo, fragmentando os sistemas dos rios e isolando populações.

LAGOAS E LAGOS

Lagoas e **lagos** são biomas aquáticos caracterizados por água doce parada, com no mínimo alguma área de água que seja profunda o bastante para que as plantas não se elevem acima da superfície da água (Figura 6.15A[7]). Embora não exista uma distinção clara entre lagoas e lagos, as lagoas são menores.* Muitos lagos e lagoas foram formados à medida que as geleiras retrocederam, escavando bacias e deixando para trás depósitos glaciais contendo blocos de gelo que finalmente derreteram. Os Grandes Lagos da América do Norte se formaram em bacias glaciais, preenchidas até 10.000 anos atrás por gelo espesso. Os lagos também são formados em regiões geologicamente ativas, como o Grande Vale do Rift da África, onde o movimento vertical de blocos da crosta terrestre criou bacias nas quais a água se acumula. Vales amplos de rios, como os dos rios Mississippi e Amazonas, têm *lagos chifre de boi*, que são amplas curvas do que já foi outrora um meandro de um rio, interrompido por alterações no canal principal.

Lótico Caracterizado por água doce fluindo.

Riacho Um canal estreito de água doce com fluxo rápido. *Também conhecido como* Córrego.

Rio Um canal largo de água doce com fluxo lento.

Zona ripária Uma faixa de vegetação terrestre ao longo de rios e riachos, que é influenciada por alagamentos sazonais e pela elevação de lençóis freáticos.

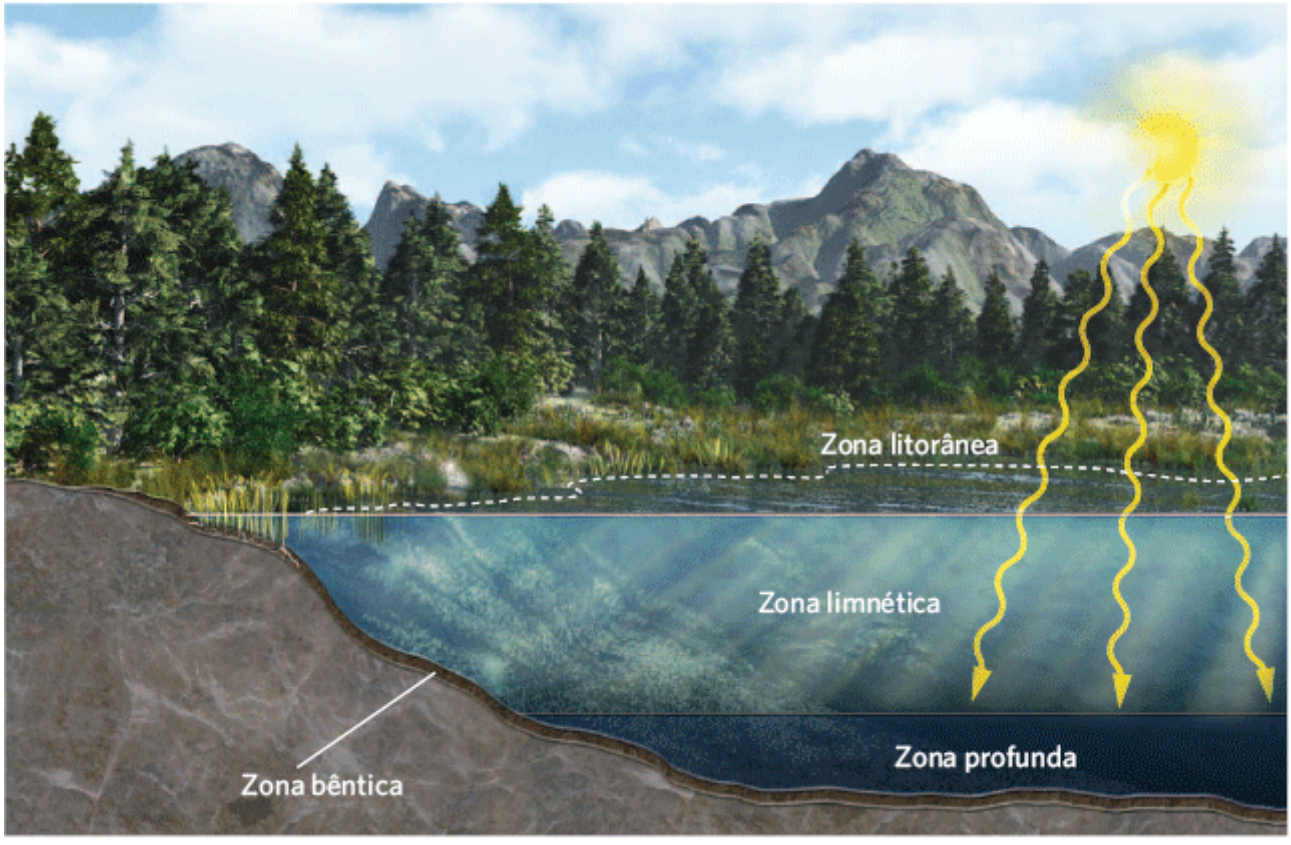
Alóctone Entradas de matéria orgânica, tais como folhas, que vêm de fora do ecossistema.

Autóctone Entradas de matéria orgânica que são produzidas por algas e plantas aquáticas dentro do ecossistema.

Lagoa Um bioma aquático menor do que um lago, e caracterizado por água doce parada, com no mínimo alguma área de água que seja profunda o bastante para que as plantas não se elevem acima da superfície da água.

Lago Um bioma aquático maior do que uma lagoa, e caracterizado por água doce parada, com no mínimo alguma área de água que seja profunda o bastante para que as plantas não se elevem acima da superfície da água.

A



B

Figura 6.15 Lagoas e lagos. Lagoas e lagos são caracterizados por água doce parada, com áreas de água muito profundas para a vegetação emergente. **A.** Lago Red Rock, Colorado. **B.** Os lagos contêm uma diversidade de zonas. A zona litorânea existe ao redor das beiras do lago e contém plantas enraizadas e emergentes. A zona limnética consiste em água aberta no meio do lago, onde os organismos fotossintéticos dominantes são algas flutuantes. Abaixo da zona limnética encontra-se a zona profunda, que é muito funda para a penetração de luz solar suficiente para possibilitar a fotossíntese. A camada de sedimentos no fundo do lago é a zona bêntica. (Fotografia de Lee Wilcox.)

Como mostrado na Figura 6.15B, os lagos podem ser subdivididos em diversas zonas ecológicas, cada uma com condições físicas distintas. A **zona litorânea** é a área superficial ao redor das margens de um lago ou de uma lagoa que contém vegetação enraizada, como lírios d'água e aguapé. A água aberta além da zona litorânea é a **zona limnética** (ou **pelágica**), na qual os organismos fotossintéticos dominantes são algas flutuantes, ou *fitoplâncton*. Lagos muito profundos também têm uma **zona profunda**, que não recebe luz solar por causa de sua profundidade. A ausência de fotossíntese, bem

como a presença de bactérias que decompõem os detritos no fundo do lago, faz com que a zona profunda apresente concentrações muito baixas de oxigênio. Os sedimentos no fundo dos lagos e das lagoas constituem a **zona bêntica**, que proporciona *habitat* para animais e microrganismos que se enterram.

Circulação em lagoas e lagos

Embora os lagos e as lagoas possam ser divididos em quatro zonas separadas com base na proximidade da margem e na quantidade de penetração de luz, as profundidades também podem ser classificadas pela temperatura. Na maioria dos lagos e das lagoas em regiões temperadas e polares, as diferenças de temperatura da água formam camadas. A água de superfície, conhecida como **epilímnio**, pode apresentar uma temperatura diferente da água mais profunda, conhecida como **hipolímnio**. Entre essas duas regiões de temperatura encontra-se a **termóclina**, em uma profundidade intermediária com mudança brusca na temperatura em distância relativamente curta na profundidade. A termóclina atua como uma barreira para a mistura entre o epilímnio e o hipolímnio.

A maior parte da produção em um lago ocorre no epilímnio, no qual a luz solar é mais intensa. O oxigênio produzido pela fotossíntese e aquele que entra no lago pela interface água/atmosfera mantêm o epilímnio bem aerado e, portanto, adequado à vida animal. Entretanto, durante toda a estação de crescimento, as plantas e as algas normalmente esgotam o suprimento de nutrientes minerais dissolvidos no epilímnio, reduzindo o seu crescimento. No hipolímnio, que pode incluir a zona limnética inferior e a zona profunda, as bactérias continuam a decompor a matéria orgânica, mas a redução da intensidade da luz causa uma diminuição na fotossíntese. O resultado é que o oxigênio é utilizado mais rapidamente do que é produzido e isso leva a condições anaeróbicas. Existe um suprimento particularmente pequeno de oxigênio no fundo de lagos produtivos, que produzem matéria orgânica abundante no epilímnio.

Lagos na zona temperada sofrem mudanças de temperaturas com as estações que causam mudanças na densidade da água que, por sua vez, provocam a mistura da água superficial e profunda. A Figura 6.16 mostra esse processo. Como você deve se lembrar do Capítulo 2, a água se torna mais densa à medida que se resfria até 4°C e em seguida menos densa à medida que se resfria abaixo de 4°C. Durante o inverno em climas frios, a água mais fria dos lagos (0°C) situa-se na superfície, logo abaixo do gelo, enquanto a água ligeiramente mais quente e mais densa (4°C) desce para o fundo do lago. No início da primavera, o Sol aquece gradualmente o lago. À medida que a temperatura da superfície aumenta em direção aos 4°C, a água aquecida pelo Sol afunda para dentro das camadas mais frias imediatamente abaixo e a água começa a se misturar. Ao mesmo tempo, os ventos provocam correntes de superfície, que fazem a água do fundo subir de um de modo semelhante às correntes de ressurgência nos oceanos. A mistura vertical da água do lago que ocorre no início da primavera, auxiliada pelos ventos que criam as correntes de superfície é conhecida como a **circulação da primavera**. A circulação da primavera traz os nutrientes dos sedimentos no fundo até a superfície e leva o oxigênio da superfície até as profundezas.

No final da primavera e no início do verão, as camadas superficiais da água ganham calor mais rapidamente do que as camadas mais profundas. Nesse ponto, é criada a termóclina. Após a termóclina estar bem estabelecida, as águas de superfície e profundas deixam de se misturar, porque as águas superficiais mais quentes e menos densas flutuam sobre as águas mais frias e mais densas abaixo, uma condição conhecida como **estratificação**. Durante o outono, a temperatura das camadas superficiais do lago diminui. À medida que esta água se torna mais densa do que a água inferior, ela começa a afundar. A mistura vertical que ocorre no outono, auxiliada pelos ventos que criam as correntes de superfície é denominada **circulação do outono**. Como na circulação da primavera, a do outono leva o oxigênio até as águas profundas e traz os nutrientes até a superfície. A infusão dos nutrientes nas águas da superfície no outono pode causar uma explosão na população de fitoplâncton, conhecida como ***bloom* do outono**. Essa mistura persiste até o final do outono, até que a temperatura na superfície do lago caia abaixo de 4°C e a estratificação de inverno se estabeleça.

Zona litorânea A área rasa nas margens de um lago ou de uma lagoa que contém vegetação enraizada.

Zona limnética A água aberta além da zona litorânea, na qual os organismos fotossintéticos dominantes são algas flutuantes. *Também conhecida como* Zona pelágica.

Zona profunda A área em um lago que é muito profunda para receber luz solar.

Zona bêntica A área composta pelos sedimentos no fundo de lagos, lagoas e oceanos.

Epilímnio A camada de superfície da água em um lago ou uma lagoa.

Hipolímnio A camada mais profunda de água em um lago ou uma lagoa.

Termóclina Uma profundidade intermediária da água em um lago ou lagoa com mudança brusca na temperatura em uma distância relativamente curta na profundidade.

Circulação da primavera A mistura vertical da água dos lagos que ocorre no início da primavera, auxiliada por ventos que criam as correntes de superfície.

Estratificação A condição de um lago ou uma lagoa na qual a água de superfície mais quente e menos densa flutua sobre a água mais fria e mais densa do fundo.

Circulação do outono A mistura vertical da água dos lagos que ocorre no outono, auxiliada por ventos que criam as correntes de superfície.

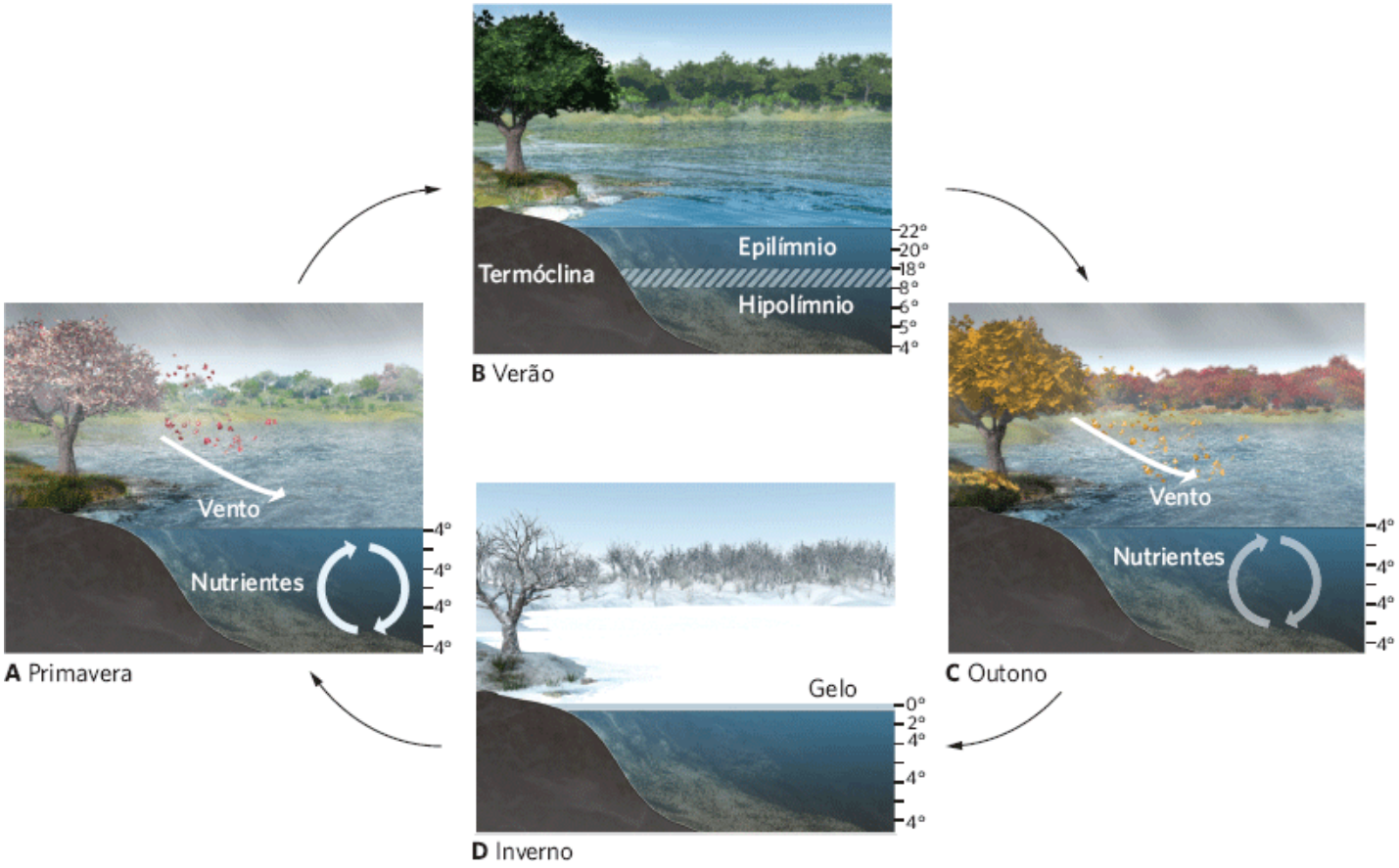


Figura 6.16 Circulação em lagos temperados. **A.** Na primavera, os ventos sazonais causam a mistura da água do lago, que traz os nutrientes dos sedimentos até a água de superfície e que leva o oxigênio da água de superfície para baixo, até a água mais profunda. **B.** Durante o verão, a água de superfície aquece mais rapidamente do que a água profunda, de modo que o lago apresenta uma estratificação térmica. A zona na qual a água muda rapidamente com a profundidade é conhecida como termóclina. **C.** No outono, a água de superfície resfria, a estratificação é rompida, e os ventos de outono fazem com que a água de superfície e as águas profundas se misturem mais uma vez.D. No inverno, as águas de superfície são expostas a temperaturas congelantes, e assim o gelo se forma na superfície. Como a água a 4°C é a mais densa, o fundo do lago não congela.

A circulação da primavera e a do outono são típicas de lagos que existem em climas temperados porque têm invernos frios e verões quentes. A sazonalidade da mistura vertical é muito menos dramática nos lagos que não são expostos a mudanças tão intensas de temperatura. Em climas mais quentes, as temperaturas da água não caem abaixo de 4°C. Como resultado, esses lagos não se estratificam no inverno, e muitos têm apenas um evento de mistura a cada ano, após a estratificação do verão.

ALAGADOS DE ÁGUA DOCE

Os **alagados de água doce** são biomas aquáticos que contêm água doce parada, ou solos saturados com água doce durante no mínimo uma parte do ano, e que são suficientemente rasos para apresentar uma vegetação emergente em todas as profundidades. A maioria das plantas que crescem nos alagados consegue tolerar baixas concentrações de oxigênio no solo; muitas são especializadas para essas condições anóxicas e não crescem em nenhum outro local.

Os alagados de água doce incluem pântanos (*swamps*), charcos (*marshes*) e pântanos temperados (*bogs*) (Figura 6.17). Os *pântanos* contêm árvores emergentes. Alguns dos pântanos mais conhecidos são o Pântano de Okefenokee na Geórgia e na Flórida, e o Pântano Great Dismal na Virgínia e na Carolina do Norte. Os *chacos* contêm vegetação não lenhosa emergente, como as tifas. Alguns dos maiores charcos no mundo incluem os Everglades na Flórida e o Pantanal do Brasil, da Bolívia e do Paraguai. Diferente dos pântanos e charcos, os *pântanos temperados* são caracterizados por águas ácidas e

contêm uma diversidade de plantas, incluindo musgos esfagno e árvores atrofiadas, especialmente adaptadas para essas condições. Alguns dos maiores pântanos temperados são encontrados no Canadá, no norte da Europa e na Rússia.

***Bloom* do outono** Um rápido aumento na população do fitoplâncton no outono, que ocorre com a infusão de nutrientes a partir da circulação do outono.

Alagado de água doce Um bioma aquático que contém água doce parada ou solos saturados com água doce durante no mínimo uma parte do ano, suficientemente rasa para apresentar vegetação emergente em todas as profundidades.

A

B

C

Figura 6.17 Alagados de água doce. Esse bioma inclui uma diversidade de *habitats* aquáticos. **A.** Os pântanos contêm árvores emergentes, como esse pântano com ciprestes-calvos (*Taxodium distichum*) no Parque Estadual do Lago Reelfoot, no Tennessee. **B.** Charcos contêm vegetação não lenhosa emergente que inclui tifas, como nesse local próximo de Fairfax, na Virgínia. **C.** Pântanos temperados são caracterizados por águas ácidas e plantas que estão bem adaptadas a essas condições, como este no norte de Wisconsin. (Fotografias de (A) Byron Jorjorian/Science Source; (B) Corey Hilz/DanitaDelimont.com/Newscom; (C) Lee Wilcox.)

Os alagados de água doce proporcionam um *habitat* importante para uma ampla diversidade de animais, notavelmente aves aquáticas e estágios larvais de muitas espécies de peixes e invertebrados, característicos de águas abertas. Os sedimentos dos alagados imobilizam substâncias possivelmente tóxicas ou poluentes dissolvidas na água e, portanto, atuam como um sistema de purificação da água.

CHARCOS SALGADOS/ESTUÁRIOS

Os **charcos salgados** são um bioma de água salgada que contêm uma vegetação emergente não lenhosa. São observados ao longo das costas dos continentes em climas temperados, com frequência dentro de *estuários*, que ocorrem onde a foz dos rios se mistura à água salgada dos oceanos (Figura 6.18). Os estuários são únicos devido à sua mistura de água doce e salgada. Além disso, eles contêm um suprimento abundante de nutrientes e sedimentos transportados pelos rios. A rápida troca de nutrientes entre os sedimentos e a superfície em águas rasas de um estuário sustentam uma produtividade biológica extremamente alta. Como os estuários tendem a ser áreas de deposição de sedimentos, com frequência são margeados por extensos "charcos de maré" (*tidal marsh*) nas latitudes temperadas e por manguezais nos trópicos. Com uma combinação de altos níveis de nutrientes e ausência do estresse da água, os charcos de maré encontram-se entre os *habitats* mais produtivos sobre a terra. Eles contribuem com matéria orgânica para os ecossistemas de estuários, que por sua vez sustentam grandes populações de ostras, caranguejos, peixes e animais que se alimentam deles.

Figura 6.18 Charco salgado. Os charcos salgados ocorrem em água salgada e estuários e contêm uma vegetação emergente não lenhosa. Um exemplo de um charco salgado pode ser observado no Estreito da Ilha Plum, na costa de Massachusetts. (Fotografia de Jerry Monkman/naturepl.com.)

Charco salgado Um bioma de água salgada que contém uma vegetação emergente não lenhosa.

MANGUEZAIS

Manguezais são um bioma que existe em água salgada ao longo das costas tropicais e subtropicais e que contêm árvores tolerantes ao sal, com raízes submersas em água. Esse bioma também pode ocorrer em estuários, nos quais a água doce e a água salgada se misturam (Figura 6.19). A tolerância ao sal é uma importante adaptação das árvores que vivem em manguezais. Ao viver ao longo das costas, essas árvores desempenham papéis importantes ao impedir a erosão dos litorais costeiros pela constante entrada de ondas. Os mangues também proporcionam um *habitat* crítico para muitas espécies de peixes e frutos do mar.

ZONAS ENTREMARÉS

A **zona entremarés** é um bioma composto pela faixa estreita da costa litorânea entre os níveis da maré alta e da maré baixa. À medida que as marés entram e saem, a zona entremarés apresenta grandes flutuações nas temperaturas e concentrações de sal. Portanto, as espécies que vivem nesse bioma – incluindo caranguejos, cracas, esponjas, mexilhões e algas – devem possuir adaptações que as possibilitem tolerar essas condições rigorosas. As zonas entremarés podem ocorrer ao longo de faixas litorâneas rochosas íngremes, como pode ser observado no Maine, ou alagadiços de inclinação suave, como pode ser observado na Baía de Cape Cod, em Massachusetts (Figura 6.20).

Figura 6.19 Manguezais. Manguezais, incluindo este local na costa da Austrália, são biomas de água salgada que contêm árvores tolerantes ao sal ao longo de faixas litorâneas tropicais e subtropicais. (Fotografia de Biosphoto/T. & S. Allofs.)

A

B

Figura 6.20 Zona entremarés. Biomas entremarés são as regiões costeiras ao redor do mundo que existem entre a maré alta e a maré baixa dos oceanos. **A.** Costas rochosas produzem *habitats* entremarés rochosos, como este ao longo da costa do Alasca. **B.** Costas lamacentas produzem *habitats* alagadiços ao redor do mundo, incluindo este local na costa da Guiana Francesa. (Fotografias de (A) Mark Conlin/V&W/imagequestmarine.com; (B) Biosphoto/Thierry Montford.)

Manguezal Um bioma que ocorre ao longo das costas tropicais e subtropicais, e que contém árvores tolerantes ao sal, com raízes submersas em água.

Zona entremarés Um bioma composto pela faixa estreita da costa entre os níveis da maré alta e da maré baixa.

RECIFES DE CORAIS

Recifes de corais são um bioma marinho encontrado em águas quentes e rasas, que permanece acima dos 20°C durante todo o ano. Os recifes de corais com frequência circundam ilhas vulcânicas, onde se alimentam de nutrientes que se soltam do rico solo vulcânico e são trazidos pelas correntes das águas profundas para a superfície pelo perfil da ilha.

Os corais são animais pequenos – parentes da hidra e de outros cnidários – que vivem em uma relação mutualística com as algas. Um coral individual é um tubo oco que secreta um exoesqueleto rígido, fabricado de carbonato de cálcio. Ele também possui tentáculos que trazem detritos e plâncton para dentro do tubo. À medida que digere essas partículas, o coral produz CO_2, que pode ser utilizado por suas algas simbióticas na fotossíntese. Alguns dos açúcares e outros compostos orgânicos que as algas produzem extravasam dentro dos tecidos do coral e sustentam adicionalmente o crescimento do coral. Embora um coral individual seja pequeno, corais vivem em enormes colônias. À medida que um coral individual morre, os tecidos moles se decompõem, mas os esqueletos externos rígidos permanecem. Ao longo do tempo, esses esqueletos se acumulam e formam recifes de corais maciços.

A estrutura complexa que os corais constroem proporciona uma ampla diversidade de substratos e esconderijos para algas e animais. Isso ajuda a tornar os recifes de corais um dos biomas mais diversos sobre a Terra (Figura 6.21). Como podemos relembrar da nossa discussão sobre os recifes de corais no Capítulo 2, a elevação das temperaturas de superfície dos mares nos trópicos está causando a saída das algas simbiontes dos corais ao longo de grandes áreas – um fenômeno conhecido como *branqueamento dos corais*. Como as algas simbiontes são críticas para a sobrevivência do coral, a estabilidade desses biomas atualmente encontra-se em risco.

OCEANO ABERTO

O oceano aberto é caracterizado como a parte do oceano que se encontra longe da costa e dos recifes de corais, cobrindo a maior parte da superfície da Terra. Abaixo da superfície encontra-se um reino imensamente complexo, com grandes variações na temperatura, na salinidade, na luz, na pressão e nas correntes. Os ecólogos reconhecem diversas zonas no oceano aberto, mostradas na Figura 6.22. Para além do alcance do nível da maré mais baixa, a **zona nerítica** se estende até a profundidade de aproximadamente 200 m, que corresponde ao limite da plataforma continental. Como as ondas fortes deslocam nutrientes dos sedimentos inferiores para as camadas superficiais iluminadas pelo sol, a zona nerítica geralmente é uma região de alta produtividade. Além da zona nerítica, o assoalho marinho desce rapidamente até as grandes profundidades da **zona oceânica**. Aqui, os nutrientes são esparsos, e a produção é estritamente limitada. Finalmente, a zona bêntica é composta pelo assoalho marinho subjacente às zonas nerítica e oceânica.

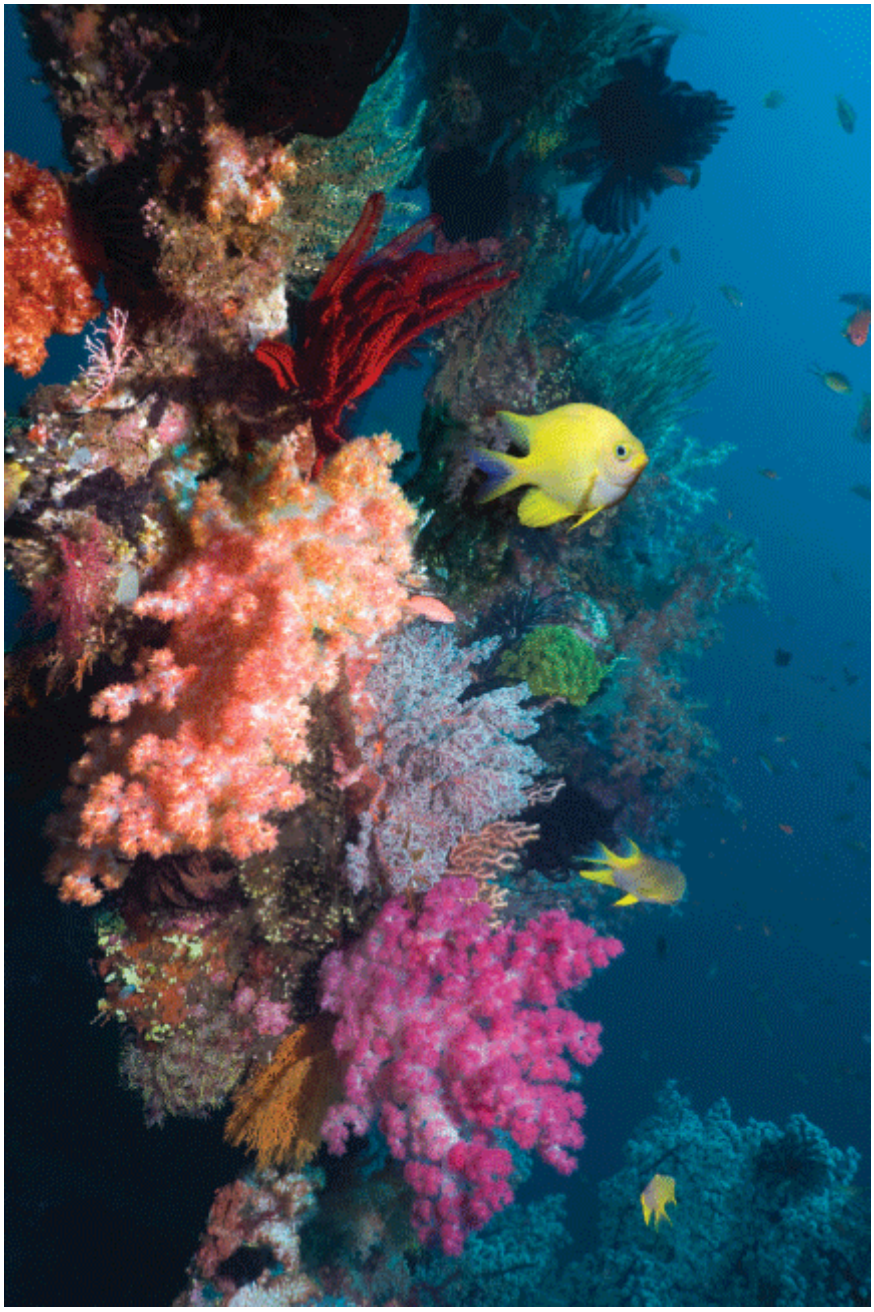


Figura 6.21 Recifes de corais. Os exoesqueletos rígidos de milhões de pequenos corais formam recifes de corais maciços no oceano, que atuam como moradia para uma incrível diversidade de organismos. Os recifes de corais podem ser encontrados em águas oceânicas rasas e quentes, como este recife na costa de Bali, na Indonésia. (Fotografia de Georgette Douwma/naturepl.com.)

As zonas nerítica e oceânica podem ser subdivididas verticalmente em uma *zona fótica* e uma *zona afótica*. A **zona fótica** é a área das zonas nerítica e oceânica que contém luz suficiente para a fotossíntese das algas. A **zona afótica** é a área das zonas nerítica e oceânica na qual a água é tão profunda que a luz solar não consegue penetrar. Entretanto, como observamos no Capítulo 1, as bactérias na zona afótica utilizam a quimiossíntese para converter o carbono inorgânico em açúcares simples. Outros organismos na zona afótica dependem do material orgânico que desce da zona fótica. Uma das adaptações fascinantes de muitos organismos na zona afótica é a capacidade de produzir sua própria fonte de luz, conhecida como *bioluminescência*, para ajudá-los a encontrar e consumir presas. Diversas espécies de águas-vivas, crustáceos, lulas e peixes têm desenvolvido essa capacidade de maneira independente.

Recife de corais Um bioma marinho encontrado em águas quentes e rasas que permanecem a 20°C durante todo o ano.

Zona nerítica A zona oceânica para além do alcance do nível da maré mais baixa, que se estende até a profundidade de aproximadamente 200 m.

Zona oceânica A zona oceânica além da zona nerítica.

Zona fótica A área das zonas nerítica e oceânica que contém luz suficiente para a fotossíntese das algas.

Zona afótica A área das zonas nerítica e oceânica na qual a água é tão profunda que a luz solar não consegue penetrar.

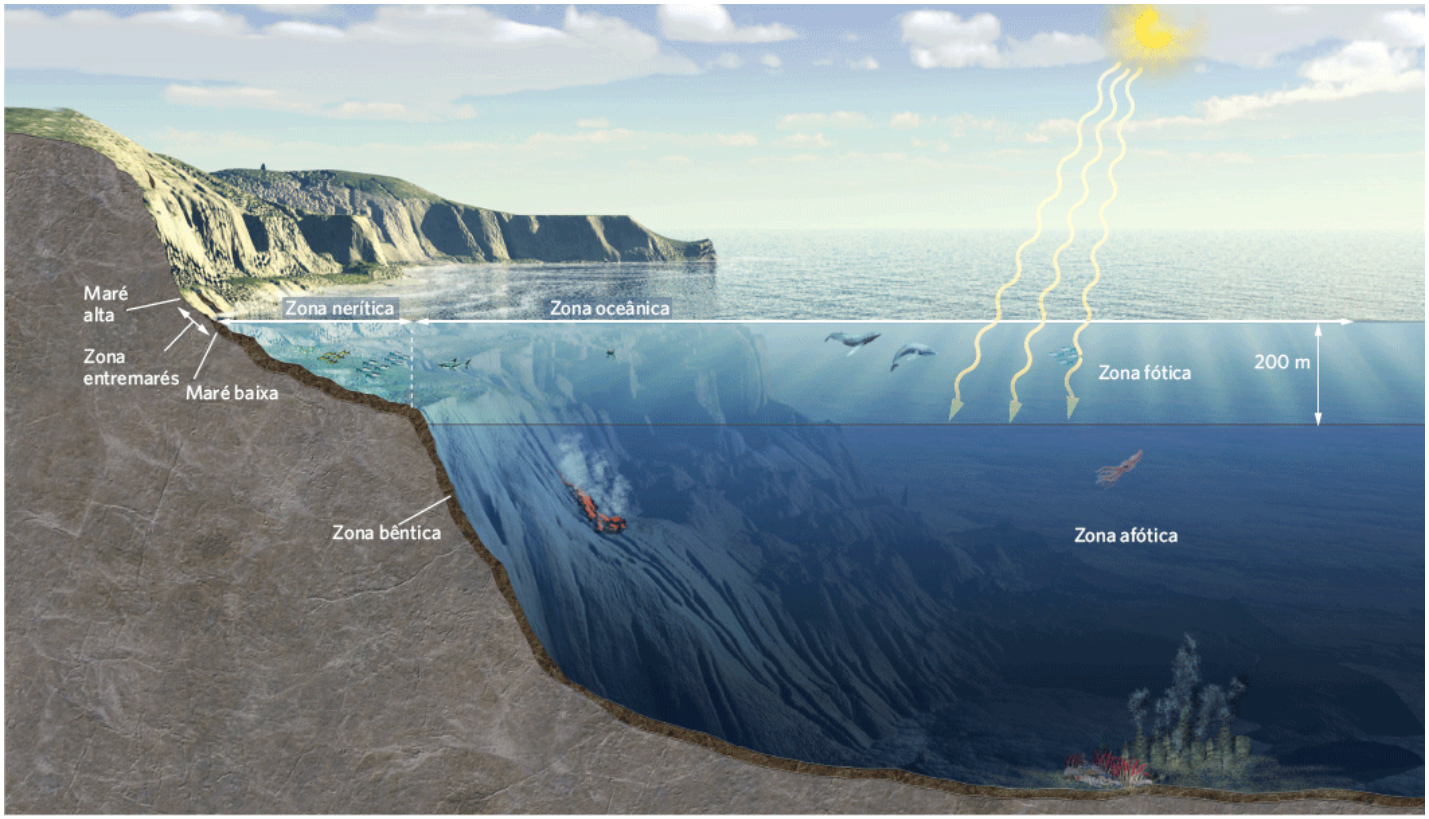


Figura 6.22 Oceano aberto. O oceano aberto é representado pela água que se encontra fora da costa e longe de recifes de corais. Este bioma pode ser dividido em diversas zonas.

Neste capítulo, exploramos como as diferenças no clima ao redor do mundo determinam os tipos de formas de plantas dominantes que conseguem persistir em diferentes partes do mundo, formando a base da classificação dos biomas terrestres. Por outro lado, os biomas aquáticos são classificados pelas diferenças no fluxo, na profundidade e na salinidade da água. Em todos os casos, existe uma associação próxima entre as condições ambientais e as espécies que desenvolveram adaptações para viver sob essas condições. É claro que as adaptações refletem não apenas os fatores físicos no ambiente, mas também as muitas interações com outros organismos. No próximo capítulo, examinaremos o processo de adaptação evolutiva e veremos como ela criou a tremenda diversidade de vida sobre a Terra.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

MUDANÇA DOS LIMITES DO BIOMA

Mudança climática. Prevê-se que a mudança dos climas ao redor do mundo altere a distribuição de muitos organismos, incluindo plantas do gênero *Banksia*, nos arbustos do sudoeste da Austrália. Essas mudanças também estão afetando a agricultura humana, incluindo os vinhedos que são plantados nos biomas de arbustos ao redor do mundo. (Fotografia de Phil Morley/age fotostock.)

Neste capítulo observamos que o clima determina amplamente a localização dos biomas terrestres. As condições climáticas, combinadas com as interações entre as espécies, estabelecem as bordas das fronteiras dos biomas. Considerando a nossa compreensão sobre como as fronteiras dos biomas são formadas, se o clima mudasse o que aconteceria com os biomas e com as espécies que neles vivem?

Os registros nos mostram que, durante os últimos 130 anos, as temperaturas na superfície da terra aumentaram em média de um 1°C. De fato, nove dos anos mais quentes já registrados ocorreram durante o período de 11 anos de 2001 a 2011. Esse pequeno aumento médio na temperatura da Terra esconde o fato de que algumas regiões se tornaram de 1°C a 2°C mais frias durante esse período, enquanto outras se tornaram até 4°C mais quentes. Os cientistas preveem aumentos ainda maiores na temperatura e grandes mudanças nos padrões de precipitação para o século 21. Se o clima determina a localização dos biomas e ele está mudando, parece ser razoável prever que as fronteiras dos biomas também vão mudar.

Em alguns casos, os cientistas acreditam que o deslocamento das fronteiras dos biomas pode ocorrer com relativa facilidade. Onde nenhuma barreira impede o movimento, as populações de plantas e os animais serão capazes de se deslocar para o norte ou para o sul durante as próximas décadas sem muita dificuldade. Entretanto, se esse deslocamento estiver bloqueado, por exemplo, por cadeias de montanhas ou grandes autoestradas, as plantas e os animais podem não conseguir sobreviver às mudanças das condições. Considere o bioma de bosque/arbusto na costa sudoeste da Austrália. Esse pequeno bioma está localizado numa área relativamente pequena de terreno costeiro, com um oceano ao sul e a oeste, e um deserto a norte e a leste. Os cientistas preveem que esse bioma se tornará mais quente e mais seco durante este século. Se essa previsão estiver correta, os organismos que não conseguem tolerar um aumento na temperatura não terão outro local habitável para ir, considerando que o bioma de deserto vizinho é muito seco para sua sobrevivência. Cientistas que examinaram um grupo de plantas do gênero *Banksia*, composto por 100 espécies, concluíram que, ao longo dos próximos 70 anos, 66% dessas espécies declinarão em abundância e 25% serão extintas.

As mudanças climáticas também afetam a agricultura. Relembre do início deste capítulo que a maior parte dos vinhos do mundo é produzida no bioma de bosque/arbusto. Entretanto, as mudanças no clima já afetaram o cultivo de uvas utilizadas na fabricação do vinho. Na França, por exemplo, durante os últimos 30 anos, estações de crescimento mais quentes causaram o amadurecimento das uvas 16 dias mais cedo do que anteriormente. Esse clima mais quente altera o conteúdo de açúcar e a acidez das uvas – dois componentes que devem estar em equilíbrio para a produção de um vinho de sabor agradável. Esse problema é tão sério para os vinicultores e consumidores de vinho que, em 2009, os vinicultores da França cobraram dos líderes mundiais medidas imediatas para tentar reverter a mudança climática global. Por outro lado, lugares em latitudes ligeiramente mais altas, que apresentavam temperaturas historicamente muito frias para o cultivo de videiras de qualidade, agora estão relatando o aumento das temperaturas no verão, o que possibilitou a produção de algumas das melhores videiras dos últimos anos. Esse é um bom desenvolvimento para os vinicultores em países como a Inglaterra, mas é devastador para os franceses, que têm um longo histórico de produção de alguns dos melhores vinhos do mundo.

Fontes: Fitzpatrick MC, Grove AD, Sanders NJ, Dunn RR. Climate change, plant migration, and range collapse in a global biodiversity hotspot: The *Banksia* (*Proteaceae*) of Western Australia. *Global Change Biology* 2008; 14: 1337-1352.

Iverson JT. How global warming could change the winemaking map. 2009. *Time Mag—azine,* December 3.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Biomas terrestres são classificados pelas suas principais formas de crescimento das plantas.** Ecólogos utilizam as formas de plantas dominantes para classificar os ecossistemas em biomas terrestres, porque muitas plantas desenvolveram formas convergentes em resposta a condições climáticas similares. O clima e as formas de plantas dominantes são semelhantes nos biomas.

■ **Existem nove classes de biomas terrestres.** Os biomas mais frios são a tundra e as florestas boreais. Nas regiões temperadas, podemos observar florestas pluviais temperadas, florestas sazonais temperadas, bosques/arbustos e campos temperados/desertos frios. Em latitudes tropicais, os biomas podem ser classificados como florestas pluviais tropicais, florestas sazonais tropicais/savanas e desertos subtropicais.

■ **Biomas aquáticos são classificados por seu fluxo, profundidade e salinidade.** Os biomas de água doce incluem riachos e rios, lagoas e lagos, e alagados de água doce. Os biomas de água salgada incluem charcos salgados/estuários, manguezais, zonas entremarés, recifes de corais e o oceano aberto.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que plantas não aparentadas com frequência assumem a mesma forma de crescimento em diferentes partes do mundo?

2. Quais informações a respeito de um bioma você pode obter a partir de um diagrama climático?

3. Por que o bioma de floresta boreal é encontrado em diversos continentes diferentes, incluindo a América do Norte, a Europa e a Ásia?

4. Quais tipos de plantas terrestres são encontrados em cada um dos quatro biomas situados nas latitudes temperadas?

5. Como as condições ambientais diferem entre os quatro biomas temperados?

6. Explique por que as florestas pluviais tropicais têm dois picos de precipitação atmosférica.

7. Compare e confronte os fatores utilizados para classificar os biomas terrestres com aqueles utilizados para classificar os biomas aquáticos.

8. Como os riachos de nascentes e os grandes rios diferem em sua principal fonte de matéria orgânica?

9. Compare e confronte pântanos, charcos e pântanos temperados.

10. Por que a produtividade no oceano difere entre as zonas fótica e afótica?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | CRIAÇÃO DE UM DIAGRAMA CLIMÁTICO

Cientistas coletaram dados climáticos de locais em todo o mundo. Com a utilização dos dados da temperatura e precipitação mensal para Miami, Flórida (fornecidos na tabela), crie um diagrama climático. Lembre-se de fazer com que cada aumento de 10°C na temperatura corresponda a um aumento de 20 mm na precipitação.

MÊS	TEMPERATURA (°C)	PRECIPITAÇÃO (mm)
JANEIRO	2	45
FEVEREIRO	5	50
MARÇO	9	104
ABRIL	15	100
MAIO	18	120
JUNHO	23	110
JULHO	28	88
AGOSTO	25	100

SETEMBRO	21	140
OUTUBRO	15	98
NOVEMBRO	8	100
DEZEMBRO	3	65

*N.R.T.: Nas áreas temperadas, as “lagoas” (*ponds*) são pequenas, e os lagos (*lakes*) são grandes. Essa denominação não é adequada para os trópicos, onde grandes extensões de água doce parada existem com o nome de “lagoas”, e onde os lagos, tal como são conhecidos nas áreas temperadas, praticamente inexistem.

CAPÍTULO 7

Evolução e Adaptação

Tentilhão-de-solo-médio. Este é um dentre mais de uma dúzia de tentilhões de Darwin que vivem nas Ilhas Galápagos. (Fotografia de Juergen & Christine Sohns/Animals Animals/Earth Scenes.)

Os Tentilhões de Darwin

Como parte de sua viagem ao redor do mundo, Charles Darwin explorou por um tempo as Ilhas Galápagos, onde coletou aves com diferentes tamanhos e formatos. Darwin, originalmente, acreditou que havia coletado diferentes famílias de aves, uma vez que se assemelhavam a tentilhões, melros e pintassilgos. Ele as enviou para a Inglaterra, onde o ornitologista John Gould determinou que todas essas aves eram tentilhões, mas com aspectos bem diferentes uns dos outros. Algumas espécies comiam insetos; outras se alimentavam de frutos e flores de cactos; outras, ainda, de sementes grandes ou pequenas. Darwin formulou a hipótese de que esses tentilhões, provavelmente, compartilhavam um ancestral comum vindo originalmente da América do Sul para as ilhas. A hipótese de Darwin – de que múltiplas espécies poderiam descender de um ancestral comum – o auxiliou a desenvolver sua teoria de evolução por seleção natural.

> **"Ao estudar como a evolução ocorre em populações selvagens, foi possível observar que a seleção natural pode alterar os atributos de uma população em um espaço de tempo**

relativamente curto."

Desde a época de Darwin, muitos pesquisadores foram às Ilhas Galápagos para avaliar como o processo de seleção natural atua nos tentilhões. Na década de 1970, por exemplo, Peter e Rosemary Grant marcaram todos os tentilhões-de-solo-médios (*Geospiza fortis*) em uma ilha e mediram o tamanho de seus bicos. Essa espécie de tentilhão come sementes, cujo tamanho faz diferença para essas aves. Indivíduos com bicos grandes podem produzir a força necessária para quebrar as sementes maiores, enquanto aqueles com bicos pequenos são melhores ao lidar com sementes pequenas. Quando a ilha sofreu uma seca, a abundância geral de sementes declinou; as pequenas e fáceis de quebrar foram rapidamente consumidas. As sementes maiores remanescentes eram muito mais difíceis de quebrar, de modo que apenas indivíduos com bicos grandes poderiam quebrá-las; dessa maneira, aves com bicos maiores teriam mais chances de sobreviver à seca. O tamanho do bico tem uma base genética que é passada dos pais para a prole e, assim, à medida que o tamanho médio de bico dos pais aumentou, o mesmo ocorreu com o da prole. Isso era a evolução em ação.

A evolução para bicos maiores que ocorreu durante a seca se reverteu posteriormente. Em 1983, chuvas constantes levaram à maior abundância de sementes pequenas novamente. Como aves com bicos menores lidavam de modo mais eficiente com as sementes pequenas, os indivíduos com bicos menores sobreviviam mais e produziam mais proles que os indivíduos com bicos maiores. Consequentemente, o tamanho médio de bico da população declinou. Novamente, a população evoluiu em resposta a uma mudança nas sementes disponíveis.

Pesquisas com os tentilhões de Galápagos continuam até os dias atuais. Na década de 1980, outra espécie, o tentilhão-de-solo-grande (*Geospiza magnirostris*), chegou de uma ilha vizinha. Ele apresenta quase o dobro do tamanho do tentilhão-de-solo-médio, e seu bico maior é melhor para quebrar sementes grandes. Durante 20 anos, a população dos tentilhões grandes cresceu; em 2003, no entanto, outra seca assolou a ilha, o que tornou as sementes escassas novamente. Diferentemente da seca anterior, na qual as sementes grandes eram as únicas remanescentes abundantes, dessa vez, os tentilhões-de-solo-grandes comeram a maioria das sementes grandes, deixando apenas as poucas sementes pequenas para os tentilhões-de-solo-médios. Com duas espécies competindo por sementes, ambas sofreram uma mortalidade muito alta. Dos tentilhões-de-solo-médios que sobreviveram, o tamanho médio de seus bicos era menor depois da seca que antes. Assim, a população continuou a evoluir.

As décadas de pesquisa com os tentilhões de Darwin forneceram um *insight* de como a seleção natural opera na natureza. Ao estudar como a evolução ocorre em populações selvagens, foi possível observar que a seleção natural pode alterar os atributos de uma população em um espaço de tempo relativamente curto. Neste capítulo, vamos explorar as formas pelas quais a evolução induz populações a tornarem-se geneticamente distintas, e como isso leva à origem de novas espécies.

Fonte: Grant PR, Grant BR. Evolution of character displacement in Darwin's finches, *Science* 2006;313:224-226.
Pennisi E. *Competition drives big beaks out of business, Science* 2006;313:156.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O processo de evolução depende da variação genética.
- A evolução pode ocorrer por processos aleatórios ou por seleção.
- A microevolução opera no nível da população.
- A macroevolução opera no nível das espécies e nos níveis mais altos da organização taxonômica.

▶ A história dos tentilhões das Ilhas Galápagos demonstra que a evolução modela a forma e a função de organismos de acordo com as propriedades de seus ambientes. A evolução depende da variação genética e esta pode surgir de diversos processos. Com o tempo, populações e espécies podem desenvolver mudanças em atributos, tais como o tamanho e o formato dos bicos das aves. Essas alterações podem surgir devido a processos aleatórios ou ao processo não aleatório de seleção. Algumas das mais importantes fontes de seleção natural incluem diferenças nas condições físicas, recursos alimentares e interações com competidores, predadores, patógenos e indivíduos da mesma espécie. Neste capítulo, examinaremos esses processos e exploraremos o modo como os genes e o ambiente se unem para determinar a evolução de populações e novas espécies.

O processo de evolução depende da variação genética

No Capítulo 4, foi discutido como os atributos expressos por um indivíduo são o resultado da interação entre genótipos e ambiente. Como visto no exemplo dos bicos dos tentilhões, quando a variação genética está presente, ela possibilita a evolução por seleção natural. Nesta seção, revisamos a estrutura do DNA, o processo de como os genes ajudam a determinar os fenótipos dos organismos e o processo pelo qual a variação nos genes é produzida.

ESTRUTURA DO DNA

A informação genética está contida na molécula de **ácido desoxirribonucleico**, também conhecida como **DNA** – uma molécula composta de duas fitas de nucleotídios enroladas em um formato conhecido como dupla hélice. Cada fita é composta de subunidades denominadas nucleotídios, e cada um deste é constituído de um açúcar, um grupamento fosfato e uma dentre quatro bases nitrogenadas diferentes: adenina (A), timina (T), citosina (C) e guanina (G). Assim como uma sequência de letras tem um significado particular, uma palavra, a informação genética é codificada em uma ordem específica de diferentes bases nitrogenadas. Fitas longas de DNA enrolam-se ao redor de proteínas, formando estruturas compactas denominadas **cromossomos**.

Ácido desoxirribonucleico (DNA) Uma molécula composta de duas fitas de nucleotídios enroladas juntas em um formato conhecido como dupla hélice.

Cromossomos Estruturas compactas, consistindo em fitas longas de DNA enroladas em volta de proteínas.

GENES E ALELOS

Os genes são regiões de DNA que codificam determinadas proteínas, as quais, por sua vez, afetam atributos específicos. Tipos diferentes de um gene específico são denominados **alelos**. Em organismos diploides – aqueles que apresentam dois conjuntos de cromossomos –, um alelo é oriundo do gameta materno, e o outro do paterno. Como já mencionado, cada gameta é haploide, o que significa que contém apenas um conjunto de cromossomos.

Em muitos casos, uma alteração em alelos pode criar diferenças no fenótipo de um organismo. Os tipos sanguíneos ABO em seres humanos, por exemplo, são determinados por qual alelo uma pessoa herda de cada um dos pais – A, B ou O. O alelo é responsável pela produção dos *antígenos* A e B, que são moléculas da superfície de nossas células vermelhas que interagem com o sistema imunológico. (Observe que o alelo O não produz antígeno.) Indivíduos com tipo sanguíneo A apresentam genótipos AA ou AO; indivíduos com tipo sanguíneo B apresentam genótipos BB ou BO. Todos os outros apresentam genótipos AB ou OO. Nesse caso, a conexão entre o genótipo e o fenótipo é direta e o padrão de herança é linear. Por exemplo, crianças de um pai AA e uma mãe BB sempre terão o genótipo AB.

Enquanto o tipo sanguíneo é determinado por alelos diferentes de um único gene, os atributos **poligênicos** refletem os efeitos de alelos de diversos genes. Por exemplo, a cor dos olhos em humanos é determinada por pelo menos três genes que controlam pigmentos em diferentes partes da íris ocular. Os padrões de herança do fenótipo que dependem de interações dentre múltiplos alelos podem ser bastante complexos.

Muitos fenótipos em uma população podem variar em uma gama de valores devido aos seus atributos poligênicos. O tamanho corporal é um bom exemplo. A maioria das populações apresenta uma distribuição normal, ou em formato de sino, de tamanhos corporais, como mostrado na Figura 7.1. Nessa distribuição, a maioria dos indivíduos encontra-se perto do meio do intervalo, com cada vez menos indivíduos localizados em direção aos extremos. Parte dessa variação contínua poderia ser em virtude de diferenças ambientais, como a quantidade de recursos disponíveis. Contudo, grande parte da variação pode ser atribuída às ações de muitos genes, cada um com uma influência relativamente pequena no valor do atributo. Se diversos genes influenciam o tamanho corporal, o tamanho de um indivíduo dependerá da mistura de alelos para todos aqueles genes. A tendência do tamanho dos indivíduos em se concentrar no centro da distribuição reflete a improbabilidade relativa de um indivíduo herdar muitos alelos que codificam tamanho grande ou pequeno. Pense nisso como se estivesse lançando moedas. A chance de conseguir 10 coroas consecutivamente (cerca de 1 em 1.000) é muito mais remota que a de obter 5 caras e 5 coroas (em torno de 1 em 4).

Enquanto alguns genes afetam apenas um único atributo, como o tamanho, outros genes afetam múltiplos – um efeito chamado **pleiotropia**. Por exemplo, galinhas apresentam um gene (conhecido como gene *frizzle*) que faz as penas curvarem-se para fora em vez de ficarem juntas ao corpo. No entanto, tal gene causa outras variações, incluindo metabolismo acelerado, digestão mais lenta e deposição de ovos menos frequente. Quando um gene tem efeitos pleiotrópicos, quaisquer alterações nele podem apresentar efeitos de maior alcance nos atributos dos organismos.

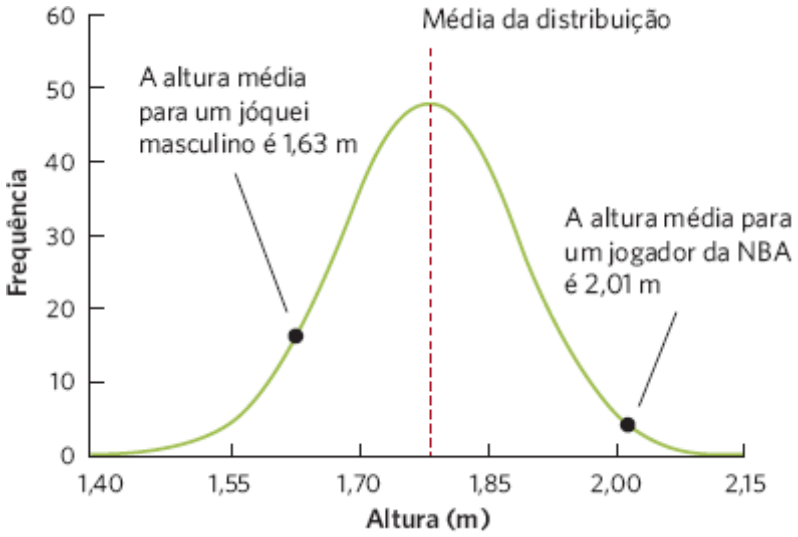


Figura 7.1 Distribuição da frequência de atributos poligênicos. Quando um atributo contínuo é determinado por muitos genes, a distribuição segue uma curva em formato de sino. Para as alturas de homens nos EUA, por exemplo, há uma distribuição simétrica em torno da média. A maioria dos indivíduos expressa um valor de atributo intermediário, enquanto apenas alguns poucos indivíduos, como os jogadores de basquete e os jóqueis de cavalos, expressam atributos extremos. (Dados do Censo EUA 2000.)

Em alguns casos, a expressão de um gene pode ser controlada por outros genes – isso é conhecido como **epistasia**. No caso da cor dos pelos de camundongos, por exemplo, há um gene que determina se um camundongo produzirá pigmentos de pelos pretos ou marrons; contudo, há um segundo gene que determina se um pelo receberá quaisquer pigmentos ou não. Caso alelos no segundo gene impeçam a deposição de pigmentos nos pelos, os alelos do primeiro gene tornam-se irrelevantes, e o camundongo apresentará uma pelagem branca.

ALELOS DOMINANTES E RECESSIVOS

Todo indivíduo tem duas cópias de cada gene, uma herdada de sua mãe e outra de seu pai. Exceções a essa regra incluem genes localizados em cromossomos sexuais; genes de organismos que se reproduzem por autofertilização; organismos haploides e outros, tais como as plantas que alternam gerações haploides e diploides como partes dos seus ciclos de vida. Um indivíduo com dois alelos diferentes de um gene específico é considerado **heterozigoto** para aquele gene, como no caso de uma pessoa com tipo sanguíneo AB. Um indivíduo com dois alelos idênticos é **homozigoto** (p. ex., uma pessoa com o tipo sanguíneo AA). Quando um indivíduo é heterozigoto, os dois alelos diferentes podem produzir um fenótipo intermediário, como no caso de uma pessoa com tipo sanguíneo AB que expressa ambos os alelos. Quando ambos os alelos contribuem para o fenótipo, os alelos são considerados **codominantes**. A codominância é também encontrada na coloração floral de diversas espécies de plantas (Figura 7.2); por outro lado, um alelo pode mascarar a expressão de outro. Nesse caso, o alelo que é expressado chama-se **dominante** e aquele que não é, **recessivo**. Em porcos domésticos, por exemplo, o alelo para cor de pelagem branca é dominante e o alelo para cor de pelagem preta, recessivo.

Alelos Tipos diferentes de um gene específico.

Poligênico Quando um único atributo é afetado por diversos genes.

Pleiotropia Quando um único gene afeta múltiplos atributos.

Epistasia Quando a expressão de um gene é controlada por outro gene.

Felizmente, a maioria dos alelos danosos é recessiva; assim, eles não são expressados em um indivíduo heterozigoto. Quaisquer alelos danosos dominantes que poderiam surgir se expressam tanto como homozigotos quanto como heterozigotos. Uma vez que reduzem a aptidão (*fitness*), alelos dominantes danosos sofrem forte seleção negativa, e são removidos da população ao longo do tempo. Por outro lado, alelos prejudiciais recessivos se expressam nos homozigotos, mas não nos heterozigotos, podendo, assim, persistir em uma população por não sofrerem seleção negativa quando ocorrem em indivíduos heterozigotos. Exemplos de alelos recessivos prejudiciais em humanos incluem os que causam a anemia falciforme e a fibrose cística.

Um ***pool* gênico** consiste em alelos de todos os genes de cada indivíduo em uma população. Os *pools* gênicos da maioria das populações que se reproduzem sexualmente apresentam variação genética significativa. Com o tipo sanguíneo ABO, por exemplo, a população humana dos EUA inclui 61% de alelos O, 30% de alelos A e 9% de alelos B. As

proporções desses alelos variam entre as populações. As pessoas de descendência asiática, por exemplo, tendem a apresentar maior frequência de alelos B, enquanto pessoas com descendência irlandesa exibem maior frequência de alelos O.

Figura 7.2 Codominância. Nas plantas boca-de-leão, as flores vermelhas e brancas são genótipos homozigotos. A flor cor-de-rosa obtém sua coloração de um gene vermelho e um branco, codominantes. (Fotografia de John Kaprielian/Photo Researchers, Inc.)

FONTES DE VARIAÇÃO GENÉTICA

Após compreender o papel dos genes e alelos, é preciso rever como obter variação genética nos atributos dos organismos. Uma das maneiras mais comuns de produzir variação é por meio de reprodução sexual. Combinando uma célula haploide sexual de um dos pais com a célula do outro, novas combinações de alelos podem ser produzidas na prole por muitos cromossomos diferentes. Os cromossomos em um gameta haploide são uma **combinação aleatória** daqueles nas células diploides parentais, significando que podem ser qualquer combinação de cromossomos que o organismo parental recebeu de sua mãe ou pai. Quando um indivíduo produz um óvulo, por exemplo, alguns cromossomos terão vindo do pai, enquanto outros de sua mãe. Como veremos no Capítulo 9, a criação de novas combinações genéticas por reprodução sexual representa uma das principais estratégias para as espécies criarem progênies resistentes a patógenos e parasitas que evoluem rapidamente.

Dois meios adicionais pelos quais surge variação genética são por *mutação* e *recombinação*. A **mutação** é uma alteração aleatória na sequência de nucleotídios em regiões do DNA que compreendem um gene ou controlam sua expressão. As mutações podem ocorrer em qualquer lugar dos cromossomos, apesar de algumas regiões dos cromossomos poderem apresentar maiores frequências de mutação que outras. Muitas mutações não apresentam efeito detectável, e são chamadas mutações *silenciosas* ou *sinônimas*; outras podem simplesmente alterar a aparência, a fisiologia ou o comportamento do indivíduo. Quando mudanças fenotípicas adaptam-se melhor ao ambiente, tais fenótipos serão favorecidos pela seleção natural. Algumas mutações, no entanto, podem causar alterações drásticas, e frequentemente letais no fenótipo. Muitas doenças humanas, tais como anemia falciforme, doença de Tay-Sachs, fibrose cística e albinismo, assim como tendências para desenvolver certos cânceres e doença de Alzheimer, são causadas por mutações em um só nucleotídio de genes individuais.

Heterozigoto Quando um indivíduo tem dois alelos diferentes de um gene específico.

Homozigoto Quando um indivíduo tem dois alelos idênticos de um gene específico.

Codominante Quando dois alelos contribuem para o fenótipo.

Dominante Alelo que mascara a expressão de outro.

Recessivo Alelo cuja expressão é mascarada pela presença de outro.

***Pool* gênico** Coleção de alelos de todos os indivíduos em uma população.

Combinação aleatória Processo de criação de gametas haploides, no qual a combinação de alelos colocados em um determinado gameta pode ser qualquer uma das existentes no organismo parental diploide.

Mutação Mudança aleatória na sequência de nucleotídios em regiões do DNA que compreende ou controla a expressão de um gene.

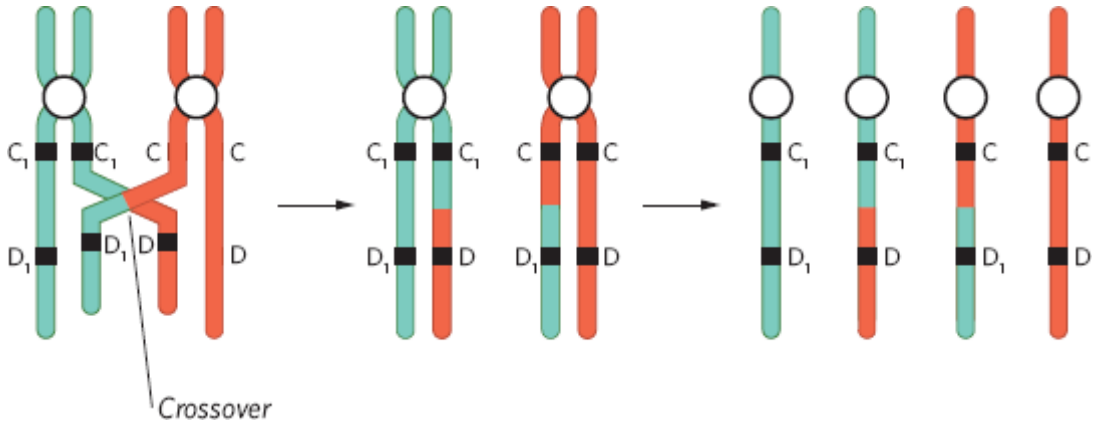


Figura 7.3 Variação genética por meio de recombinação. Durante a meiose em organismos eucarióticos, pares de cromossomos homólogos alinham-se juntos. Quando os cromossomos apresentam *crossing over*, eles trocam DNA e cada cromossomo apresenta uma nova combinação de genes.

Recombinação genética é a reorganização de genes que pode ocorrer à medida que o DNA é copiado durante a *meiose*; o processo que cria gametas haploides de células diploides parentais. Durante a meiose, pares de *cromossomos homólogos* – um membro dos quais é herdado de cada genitor – alinham-se próximos um ao outro. Quando os dois cromossomos no par não trocam qualquer DNA, terminamos com células haploides que contêm cromossomos inalterados. Contudo, algumas vezes, ambos os cromossomos no par trocam DNA, em um processo conhecido como *crossing over*, como mostrado na Figura 7.3. Eventualmente, o *crossing over* também pode ocorrer entre cromossomos não homólogos. Em qualquer caso, novos genes não estão sendo criados, mas novas combinações de alelos são produzidas, com o potencial de produzir novos fenótipos.

Um dos mais conhecidos exemplos de recombinação envolve o sistema imunológico de vertebrados. Estes enfrentam uma diversidade de patógenos que evoluem continuamente, de modo a tornarem-se melhores no ataque aos seus hospedeiros. Para combater esses patógenos em mudança constante, os vertebrados necessitam de um sistema imunológico também em constante alteração, que seja capaz de identificar e destruir os patógenos. A recombinação fornece o mecanismo para criar a alta variação genética no sistema imunológico que os vertebrados precisam para contrapor a rápida evolução de seus parasitas. Este tópico será abordado no Capítulo 9.

A evolução pode ocorrer por processos aleatórios ou por seleção

No oeste do estado de Nova York, existe um bando de veados-de-cauda-branca com uma aparência muito diferente da maioria desses animais. Muitos dos veados que vivem nos 4.300 ha do Depósito *Seneca* do Exército não apresentam as típicas pelagens marrom-avermelhadas; em vez disso, seus pelos são brancos (Figura 7.4). O fenótipo pelos brancos é consequência de uma rara mutação que ocorre por toda a população de veados-de-cauda-branca. Como uma pelagem branca pode frequentemente tornar um veado mais visível a predadores, ela não proporciona qualquer benefício de aptidão e não esperaríamos que persistisse. Então, por que existe uma alta frequência de veados brancos no Depósito *Seneca* do Exército? Quando o depósito foi construído em 1941, os 4.300 ha de área foram cercados, e várias dezenas de veados ficaram presos em seu interior. Alguns anos depois, dois veados brancos foram observados; pelo fato de serem uma visão tão atípica, as autoridades do depósito baniram os caçadores, proibindo a caça dos veados com o fenótipo branco. Ao longo do tempo, a população de veados cresceu e o fenótipo branco tornou-se mais frequente. Atualmente, do total de 800 veados vivendo na propriedade, cerca de 200 são brancos.

A história dos veados brancos demonstra como a evolução geralmente ocorre por meio de múltiplos processos. Eventos aleatórios, como as mutações, podem não conferir vantagens de aptidão logo quando surgem; tal é o caso para a maioria das populações de veados nas quais a mutação branca surge ocasionalmente. No entanto, se passar a existir uma seleção para o fenótipo mutante, assim como aconteceu no Depósito *Seneca* do Exército, com a redução da pressão da caça, os mutantes podem tornar-se mais frequentes na população.

Recombinação Reorganização dos genes que pode ocorrer enquanto o DNA é copiado durante a meiose, e os cromossomos trocam material genético.

Figura 7.4 Veado-de-cauda-branca mutante. No depósito *Seneca* do Exército, no oeste do estado de Nova York, uma mutação para pelo branco surgiu na década de 1940. Desde então, o fenótipo branco foi protegido, enquanto o fenótipo normal marrom foi caçado; nos 70 anos seguintes, o fenótipo branco chegou a compor aproximadamente 25% da população. (Fotografia de Syracuse Newspapers/Dick Blume/The Image Works.)

EVOLUÇÃO POR MEIO DE PROCESSOS ALEATÓRIOS

Como vimos com a mutação que causa a cor branca dos veados, processos aleatórios podem facilitar mudanças evolutivas em uma população. Adicionalmente à mutação, processos aleatórios incluem *deriva genética, efeitos de gargalo* e *efeitos fundadores*.

Mutação

A mutação é uma das duas formas principais pelas quais surge variação genética em uma população. Pelo fato de os genes geralmente codificarem funções vitais para desempenho e aptidão, as mutações que afetam negativamente essas funções não são favorecidas pela seleção. Contudo, uma pequena fração de mutações pode ser benéfica; a Figura 7.5, por exemplo, ilustra o ocorrido com o bando de veados do Depósito *Seneca* do Exército. Em um grupo de veados, uma mutação para pelagem branca surgiu, a qual adicionou uma variação genética à população. Após a mutação surgir e tornar-se protegida, a frequência de veados brancos aumentou.

As taxas de mutação variam consideravelmente em diferentes grupos de organismos; no entanto, dentre os genes que são expressados e que podem ser observados como fenótipos alterados, as taxas de mutação variam de 1 em 100 a 1 em 1.000.000 por gene por geração. Quanto mais genes uma espécie apresenta, maior a probabilidade que pelo menos um gene sofrerá mutação. De modo semelhante, quanto maior o tamanho de uma população, maior a probabilidade de que um indivíduo dessa população carregue uma mutação.

Deriva genética

A **deriva genética**, outro processo aleatório, ocorre quando se perde variação genética devido à variação aleatória em acasalamento, mortalidade, fecundidade ou herança. A deriva genética é mais comum em pequenas populações, visto que eventos aleatórios podem apresentar um efeito desproporcionalmente grande nas frequências de genes na população. Afinal, como se determina se um fenótipo evoluído é resultado de deriva e não outro processo, tal como a seleção natural? Pesquisas com o peixe-de-caverna mexicano (*Astyanax mexicanus*) fornecem uma resposta.

O peixe-de-caverna mexicano é uma espécie composta de algumas populações que vivem em correntes dentro de cavernas e outras que vivem em águas correntes superficiais. Ainda que as populações possam cruzar entre si, elas apresentam aspectos bem diferentes. Como é o caso com vários animais adaptados às cavernas, as populações de caverna têm olhos e pigmentação bastante reduzidos (Figura 7.6A). Contudo, populações vivendo em águas superficiais têm olhos normais e pigmentação escura. Para determinar se essas mudanças se devem à seleção natural ou à deriva genética, os pesquisadores criaram indivíduos da população da caverna, da população da superfície e de uma prole de híbridos criados por intercruzamento entre ambas as populações. Os pesquisadores, então, examinaram regiões do DNA dos peixes que codificavam o tamanho dos olhos e a pigmentação, que poderiam conter um ou mais genes. Em 2007, eles relataram que as

12 regiões do DNA que codificam olhos grandes à população de superfície expressavam, todas, olhos pequenos na população da caverna. Os resultados são exibidos na Figura 7.6B. Isso sugere que a seleção natural favoreceu a evolução de todos os genes de olhos em uma direção semelhante para produzir olhos pequenos. Em contraste, quando examinaram 13 regiões de DNA que codificavam a pigmentação, verificaram que cinco dessas regiões expressavam maior pigmentação nas populações de caverna e oito delas, menor pigmentação, como mostrado na Figura 7.6C. A ausência de um padrão consistente entre as 13 regiões de DNA sugere que a seleção natural estava envolvida. Em vez disso, as diferenças na pigmentação nas populações de caverna foram provavelmente produzidas por deriva genética. Considerando que pequenas populações tendem a experimentar maior deriva genética em comparação com as grandes, pode ser o caso de que a população de caverna era inicialmente muito pequena.

Deriva genética Processo que ocorre quando a variação genética é perdida devido à variação aleatória em acasalamento, mortalidade, fecundidade e herança.

Figura 7.5 Evolução por mutação. Mutações, como a pelagem branca em veados-de-cauda-branca, podem surgir em populações. Se a mutação conferir um benefício de aptidão, ela pode aumentar em frequência na população ao longo de múltiplas gerações.

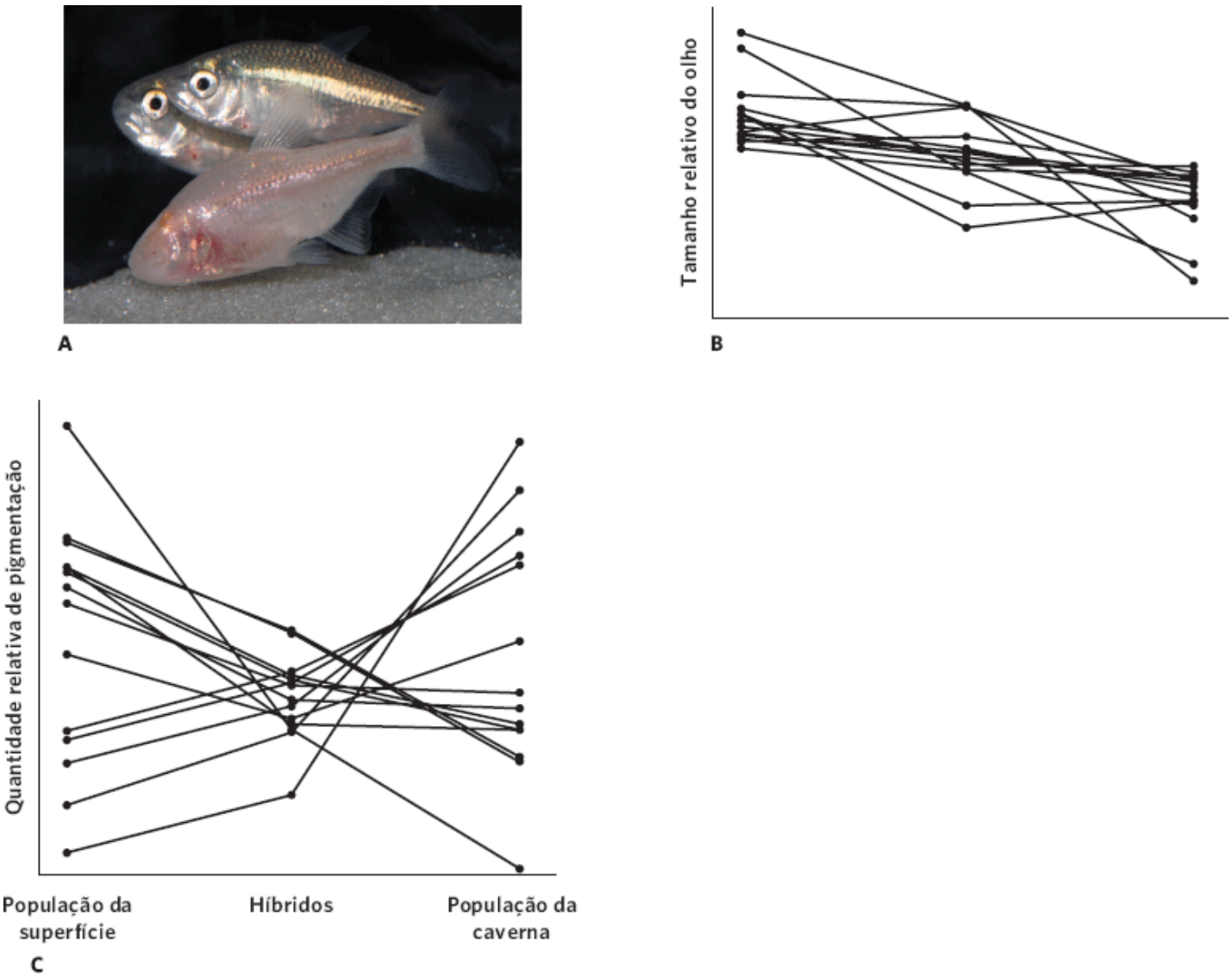


Figura 7.6 Evolução por deriva genética. **A.** Populações do peixe-de-caverna mexicano que vivem em correntes superficiais apresentam olhos grandes e pigmentação escura, enquanto as populações que vivem em cavernas têm olhos pequenos e pigmentação reduzida. **B.** Ao comparar a maneira como regiões diferentes de DNA que codificam tamanho de olho mudaram entre populações de superfície e as de caverna, pesquisadores observaram que todas as 12 regiões de DNA codificavam olhos menores na população de caverna que na população de superfície. Como todas as 12 regiões mudaram na mesma direção, isso sugere que a seleção natural selecionou olhos menores. **C.** Quando pesquisadores observaram as mudanças nas regiões de DNA que codificam pigmentação, eles encontraram cinco regiões codificadas para maior pigmentação e oito regiões codificadas para menor pigmentação. Como as 13 regiões não mudam na mesma direção, isso sugere que as alterações na pigmentação foram em virtude da deriva genética. (Dados obtidos de M. Protas *et al.,* Regressive evolution in the Mexican cave tetra, *Astyanax mexicanus*, *Current Biology* 17 (2007): 452-454. Fotografia de cortesia do Dr. Richard Borowsky.)

Efeitos de gargalo

Uma redução na variação genética também pode ocorrer devido a uma diminuição acentuada no tamanho populacional, conhecida como **efeito de gargalo**. Quando uma população sofre uma grande redução no número de indivíduos, os sobreviventes carregam apenas uma fração da diversidade genética que estava presente na população maior original. Além disso, após ser reduzida a uma população pequena pelo efeito de gargalo, é possível, então, experimentar deriva genética. Reduções populacionais podem ocorrer por causas naturais (p. ex., uma seca que reduz a abundância de alimentos) ou causas antropogênicas, tais como a perda de *habitat* devido à construção de residências ou fábricas.

Um exemplo de um efeito de gargalo é o grande galo-das-pradarias (*Tympanuchus cupido*) – uma ave de campo que historicamente viveu espalhada por grande parte do centro dos EUA, incluindo Minnesota, Kansas, Nebraska e Illinois. Enquanto os tetrazes-das-pradarias permaneceram abundantes em muitos estados, a população em Illinois declinou de aproximadamente 12 milhões em 1860 para apenas 72 aves em 1990, como ilustrado na Figura 7.7A. Para determinar se tal diminuição drástica na população estava associada a um declínio na diversidade genética, pesquisadores coletaram amostras de DNA de espécimes de tetraz-das-pradarias de museus da década de 1930, quando a população era de 25.000, e na década de 1960, quando a população era de 2.000. Eles definiram tal período entre os anos 1930 e 1960 como “pré-gargalo”. Além disso, compararam a diversidade genética das aves de Illinois antes e depois do gargalo com a diversidade genética nas populações atuais dos tetrazes-das-pradarias em Minnesota, Kansas e Nebraska. Em todos os casos, examinaram o número

de alelos que uma população continha para cada um de seis genes distintos. Como mostrado na Figura 7.7B, tanto as grandes populações dos estados vizinhos quanto a histórica grande população de Illinois apresentavam um número alto de alelos. A população atual de Illinois, no entanto, tem um número menor de alelos, o que reflete o efeito genético de gargalo. Desde então, o estado de Illinois adquiriu mais *habitat*s de pradaria e introduziu centenas dessas aves dos estados vizinhos para reforçar a população de Illinois e aumentar sua diversidade genética.

O efeito de gargalo é de especial interesse, uma vez que a redução subsequente na diversidade genética pode impedir a população de se adaptar a mudanças ambientais futuras. Isso é especialmente verdadeiro para organismos que se deparam com patógenos letais. Uma incapacidade de evolução contra novas linhagens de um patógeno poderia levar à extinção do organismo hospedeiro. Por exemplo, o guepardo africano (*Acinonyx jubatus*) enfrentou um gargalo populacional há aproximadamente 10.000 anos – ainda que a causa seja desconhecida, a população atual apresenta baixíssima variação genética, o que as torna mais vulneráveis a patógenos, incluindo um patógeno letal que causa a doença conhecida como amiloidose AA e mata até 70% dos guepardos mantidos em cativeiro.

Efeito de gargalo Redução da diversidade genética em uma população, devido a um grande declínio do tamanho populacional.

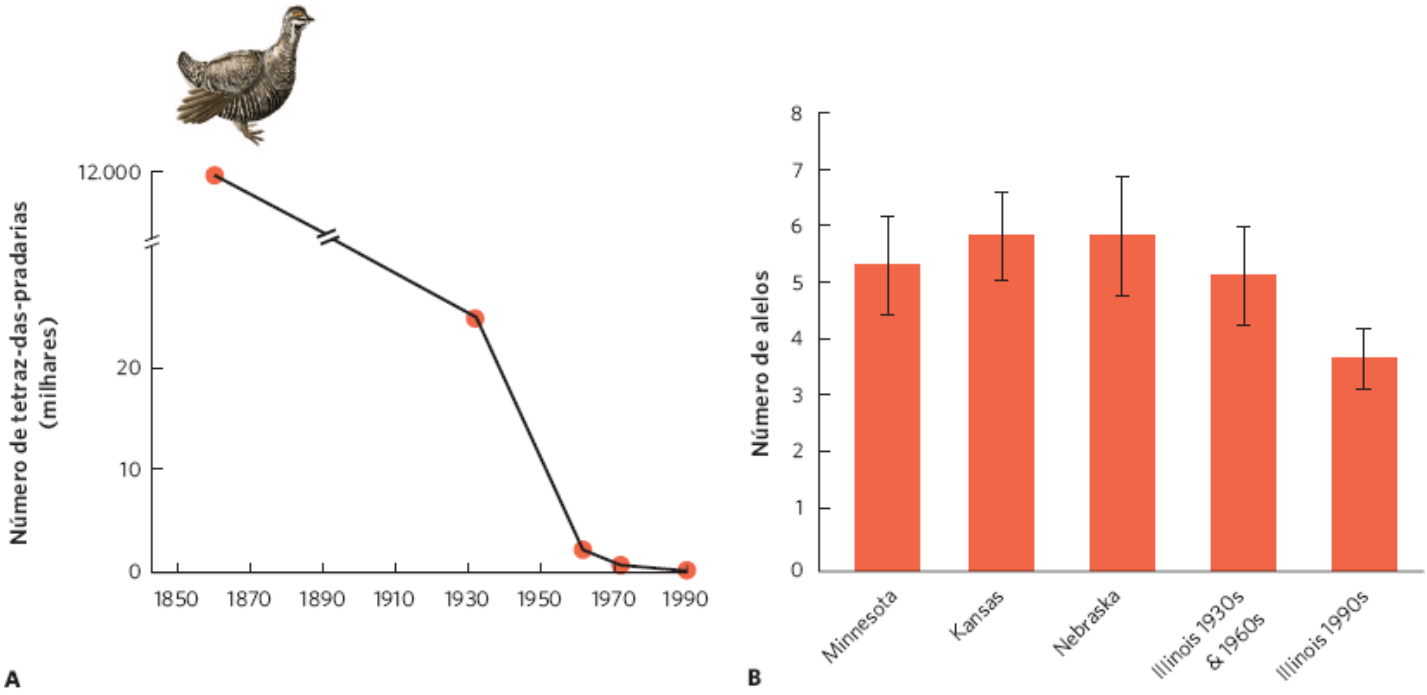


Figura 7.7 Evolução por efeito de gargalo. **A.** A população maior do tetraz-das-pradarias em Illinois declinou de aproximadamente 12 milhões da década de 1860 para 72 aves em 1990. **B.** Mediado por seis genes distintos, o número médio de alelos é alto para as aves dos estados vizinhos que ainda apresentam grandes populações e para a maior população histórica de Illinois que existia nas décadas de 1930 e 1960. Na população atual de Illinois, contudo, a pequena população está enfrentando um gargalo populacional e dispõe de um número médio de alelos menor. Barras de erro representam erros-padrão. (Dados de JL Bouzat *et al.* The ghost of genetic diversity past: Historical DNA analysis of the greater prairie chicken, *American Naturalist* 152 (1998): 1-6.)

Efeito fundador

O **efeito fundador** ocorre quando um número pequeno de indivíduos deixa uma grande população para colonizar uma nova área e leva apenas uma pequena quantidade da variação genética. A partir da fundação desta população pequena, a deriva genética pode ocasionar reduções adicionais na variação genética; esta permanece baixa até que tenha passado tempo suficiente para acumular novas mutações. O aguapé (*Eichhornia crassipes*), que foi introduzido pelos humanos em várias partes do mundo, proporciona um exemplo do efeito fundador; trata-se de uma planta aquática nativa da América do Sul. Durante os últimos 150 anos, essa planta foi introduzida, de maneira intencional ou acidental, em muitas outras partes do mundo. Uma vez introduzida, ela cresce e se espalha muito rapidamente, dominando áreas de águas rasas e desalojando plantas nativas. Atualmente, o aguapé tornou-se uma das plantas mais invasoras no mundo.

Como a maioria das introduções do aguapé ocorreu com poucos indivíduos, os pesquisadores consideraram se a planta apresentaria sinais do efeito fundador naquelas partes do mundo onde não era nativa. Eles amostraram 1.140 plantas do mundo todo e determinaram seus genótipos. Em 2010, relataram que um único genótipo ocorria em 71% das plantas analisadas e que este dominava 75% de todas as populações fora do ambiente nativo dessa planta, como mostrado na Figura 7.8. Adicionalmente, 80% de todas as populações fora das regiões nativas eram compostas de um único genótipo, enquanto

as populações nas regiões nativas da América do Sul apresentavam até cinco genótipos diferentes. Esse padrão sugere que havia poucos fundadores nas regiões invadidas do mundo e que continham uma pequena proporção da diversidade genética das populações nativas na América do Sul.

EVOLUÇÃO POR MEIO DE SELEÇÃO

O processo não aleatório de *seleção* também desempenha um papel importante na evolução. A **seleção** é o processo pelo qual certos fenótipos são favorecidos para sobreviverem e reproduzirem-se em relação a outros fenótipos. Como vimos na história do tentilhão-de-solo-médio no início deste capítulo, a seleção é uma força poderosa que pode alterar os fenótipos (e, consequentemente, as frequências dos genes) de uma população em um período relativamente curto de tempo. Dependendo de como o ambiente varia durante o tempo e o espaço, a seleção pode influenciar a distribuição de atributos em uma população de três maneiras: *estabilizadora, direcional* e *disruptiva*.

Efeito fundador Quando um número pequeno de indivíduos deixa uma grande população para colonizar uma nova área, levando apenas uma pequena quantidade da variação genética.

Seleção Processo pelo qual certos fenótipos são favorecidos para sobreviver e reproduzir em relação a outros fenótipos.

Figura 7.8 Evolução pelo efeito fundador. O aguapé é uma planta aquática nativa da América do Sul, onde existem muitos genótipos diferentes, como indicado pelos pontos coloridos distintos. Acredita-se que as introduções ao redor do mundo ocorreram com números pequenos de fundadores. Atualmente, a maioria das populações fora da América do Sul é representada por um único genótipo. (Dados de YY Zhang, DY Zhang, e SCH Barrett, Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant, Molecular Ecology 19 (2010): 1774-1786. Fotografia de Eastcott-Momatiuk/The Image Works.)

Seleção estabilizadora

Quando indivíduos com fenótipos intermediários apresentam maiores sucessos reprodutivo e de sobrevivência que aqueles com fenótipos extremos, chamamos de **seleção estabilizadora**. Como mostrado na Figura 7.9A, a seleção estabilizadora tem início com uma distribuição relativamente ampla de fenótipos (ilustrado pela linha laranja). Após a estabilização selecionar genitores com fenótipos intermediários, suas proles apresentam uma distribuição mais estreita de fenótipos (ilustrado pela linha azul). Assim, ela executa a manutenção genética em uma população, eliminando variação genética danosa. Um exemplo de seleção estabilizadora pode ser visto na seleção para massa corporal em uma espécie de ave do sul da África do Sul, denominada tecelão-social (*Philetairus socius*). Ao longo de 8 anos, pesquisadores marcaram cerca de

1.000 aves adultas e examinaram como a massa corporal estava relacionada com sua sobrevivência. Na Figura 7.9B, é possível notar que a massa dos adultos no estudo segue uma distribuição normal com uma média de aproximadamente 29 g. Os pesquisadores, então, questionaram quão bem os indivíduos de massas distintas sobrevivem. Quando a massa foi plotada em relação à sobrevivência, como exibido na Figura 7.9C, eles verificaram que as aves menores e as maiores sobreviviam menos em comparação com as aves com massa intermediária. Ou seja, a seleção favorecia o fenótipo intermediário. Quando o ambiente de uma população é relativamente estável, a seleção estabilizadora é o tipo dominante de seleção. Uma vez que o fenótipo médio não se altera, ocorre pouca mudança evolutiva.

Seleção direcional

No início deste capítulo, vimos como o tamanho do bico do tentilhão-de-solo-médio evoluiu para um tamanho maior durante a seca, quando apenas as sementes maiores estavam disponíveis. Esse é um exemplo de **seleção direcional**, que ocorre quando um fenótipo extremo apresenta maior aptidão que o fenótipo médio da população, como mostrado na Figura 7.10A. No tentilhão-de-solo-médio, por exemplo, Peter e Rosemary Grant quantificaram a distribuição dos tamanhos dos bicos na prole nascida em 1976, imediatamente anterior a uma seca. Como mostra a Figura 7.10B, os tamanhos dos bicos dessa prole apresentavam distribuição normal, com tamanho médio de 8,9 mm. Quando a seca se estabeleceu, apesar de todas as sementes terem tornado-se menos abundantes, havia proporcionalmente um número maior de sementes grandes remanescentes. Estas são mais difíceis de quebrar, de modo que as aves com bicos maiores eram mais capazes de se alimentar e tinham maior sobrevivência. Por ser um atributo herdável, a prole que nasceu em 1978 dispunha de bicos maiores, como mostrado na Figura 7.10C.

Seleção estabilizadora Quando indivíduos com fenótipos intermediários apresentam maiores sucessos reprodutivo e de sobrevivência em comparação com aqueles com fenótipos extremos.

Seleção direcional Quando indivíduos com fenótipos extremos apresentam maior aptidão que o fenótipo médio da população.

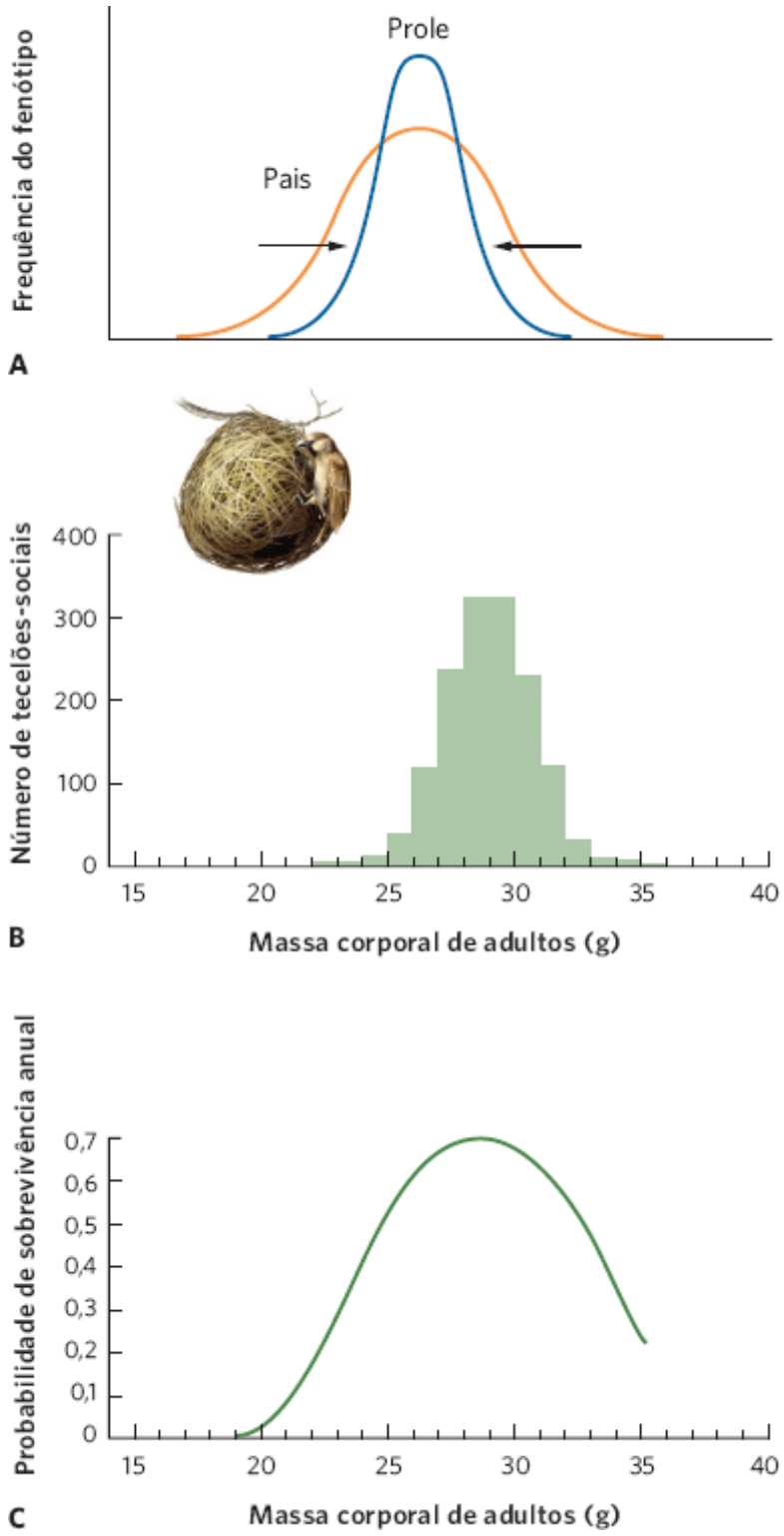


Figura 7.9 Seleção estabilizadora. **A.** Seleção estabilizadora favorece fenótipos intermediários e elimina ambos os extremos. **B.** No tecelão-social, o tamanho corporal apresenta distribuição normal. **C.** As aves sofrem uma seleção estabilizadora para tamanho corporal, porque aquelas com tamanho intermediário têm alta sobrevivência; enquanto as aves com tamanhos pequenos e grandes, baixa sobrevivência. Esta seleção para os fenótipos intermediários ocasionaria distribuição mais estreita de fenótipos na próxima geração. (Dados de R. Covas *et al.*, Stabilizing selection on body mass in the sociable weaver *Philetairus socius, Proceedings of the Royal Society of London Series B 269* (2002): 1905-1909.)

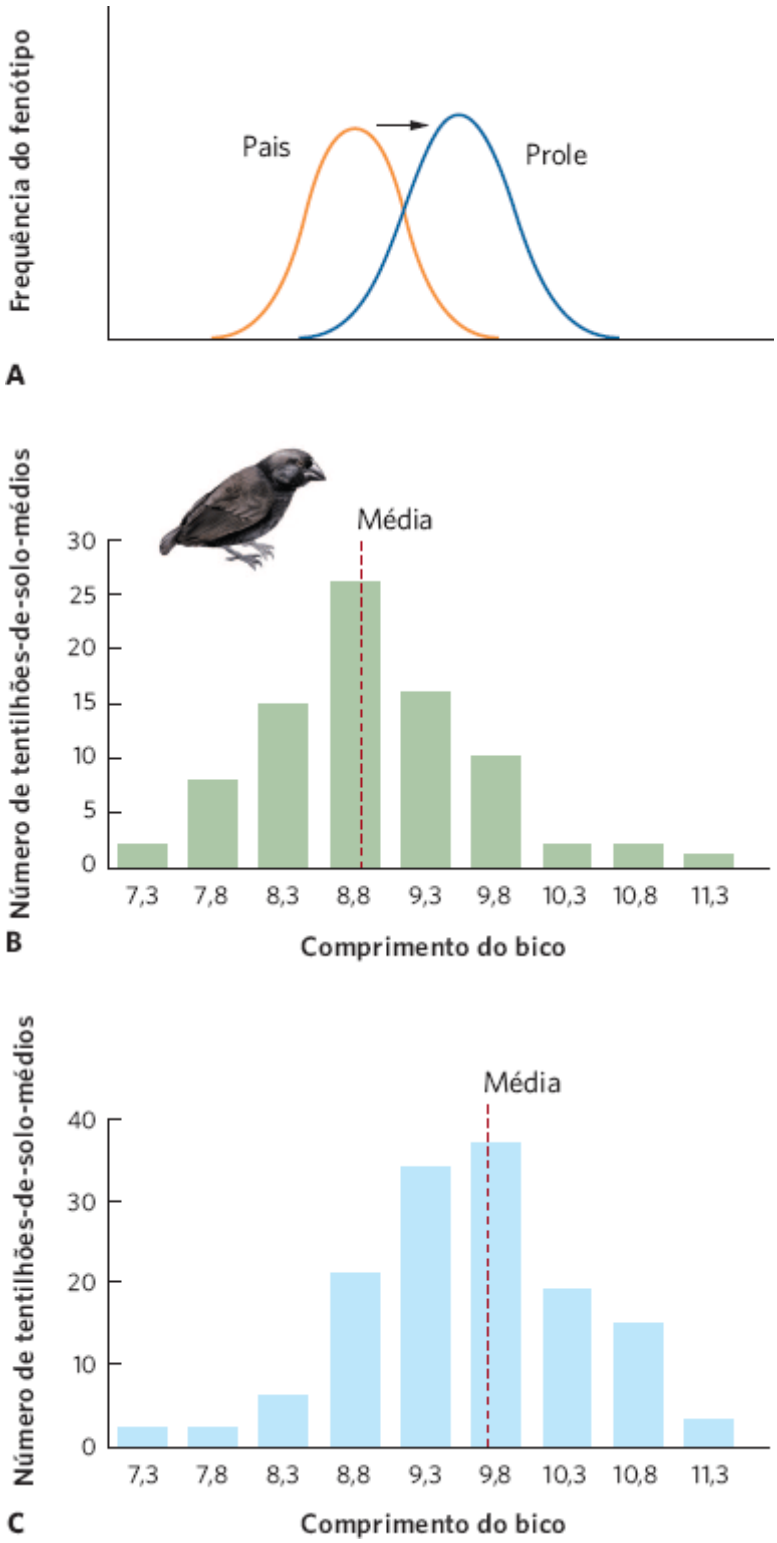
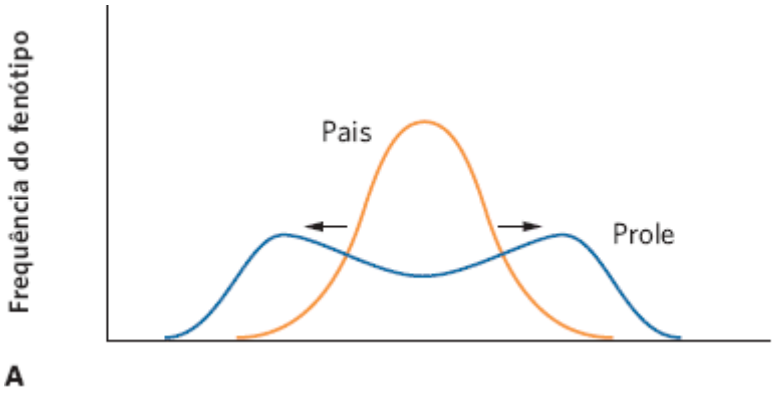


Figura 7.10 Seleção direcional. A. Seleção direcional favorece fenótipos de um extremo e elimina fenótipos do outro extremo. **B.** Antes da seca de 1976, os bicos na prole do tentilhão-de-solo-médio tinham um tamanho médio de 8,9 mm, como indicado pela linha vermelha pontilhada. Durante a seca, quando a maioria das sementes disponíveis era grande, as aves com bicos maiores sobreviveram mais. C. Dois anos depois, a prole dos tentilhões apresentava tamanho médio de bico de 9,7 mm, confirmando que as sementes maiores causavam seleção direcional para bicos maiores. (Dados de Grant R e Grant P, What Darwin's finches can teach us about evolutionary origin and regulation of biodiversity, *BioScience* 53 (2003): 965-975.)

Seleção disruptiva

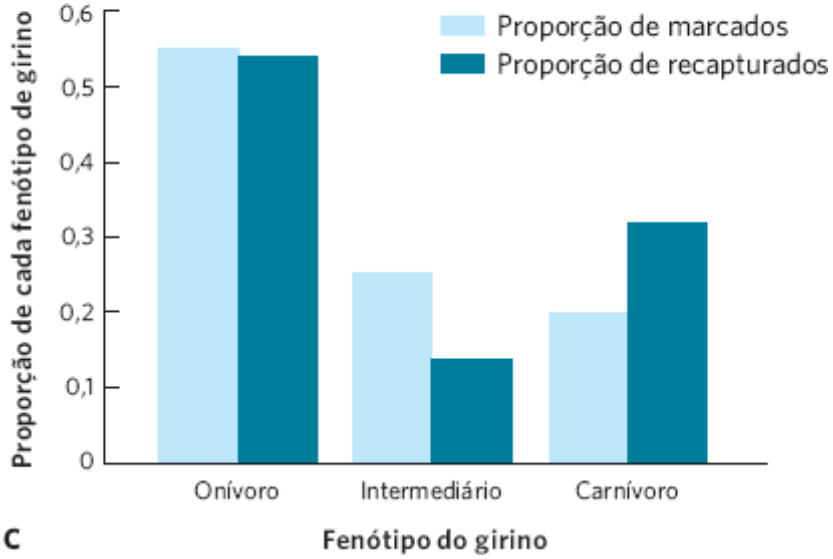
Sob algumas circunstâncias, há outro tipo de seleção, conhecido como **seleção disruptiva**, na qual indivíduos com fenótipos extremos em ambas as pontas da distribuição podem apresentar maior aptidão que indivíduos com fenótipos intermediários. A seleção disruptiva está ilustrada na Figura 7.11A. Por exemplo, os girinos do sapo-de-unha-negra do Novo México (*Spea multiplicata*) podem expressar uma gama de fenótipos possíveis que está relacionada com o que eles comem. Em um extremo, está o fenótipo onívoro, que contém pequenos músculos na mandíbula, muitos dentes pequenos e um intestino longo, que o torna bem adaptado para se alimentar de detritos. No outro extremo, está o fenótipo carnívoro, com grandes músculos mandibulares, com somente partes da boca dentada e intestino curto, o que o torna bem adaptado para se alimentar de camarões de água doce e canibalizar indivíduos da mesma espécie. Fenótipos intermediários não são

bem adaptados para nenhum dos dois tipos de alimentação. De modo a testar se os girinos passavam por seleção disruptiva, os pesquisadores coletaram mais de 500 girinos de um lago de deserto, os marcaram para identificar seus fenótipos e os devolveram para o lago. Eles amostraram o lago 8 dias depois, a fim de determinar a sobrevivência dos três fenótipos. Como é possível ver na Figura 7.11B, os fenótipos onívoros e carnívoros sobreviveram relativamente bem; contudo, os fenótipos intermediários – que tinham músculos mandibulares, número de dentes e intestino intermediários – sobreviveram menos. Uma vez que a seleção disruptiva remove os fenótipos intermediários, ela aumenta a variação genética e fenotípica em uma população. Ao fazer isso, ela cria uma distribuição de fenótipos com picos em direção aos extremos da distribuição original.



A

B



C

Figura 7.11 Seleção disruptiva. **A.** A seleção disruptiva favorece ambos os fenótipos extremos e elimina fenótipos intermediários. **B.** Nos girinos do sapo-de-unha-negra, um indivíduo pode ter partes bucais especializadas para carnivoria e canibalismo (mostrado na foto), onivoria, ou um fenótipo intermediário. **C.** Quando mais de 500 girinos de cada fenótipo foram marcados e soltos, cerca de 10% foram recuperados. Destes, os onívoros e carnívoros apresentavam sobrevivência relativamente alta; enquanto os fenótipos intermediários apresentavam menor sobrevivência. (Dados de RA Martin e DW Pfennig, Disruptive selection in natural populations: The roles of ecological specialization and resource competition, *American Naturalist* 174 (2009): 268-281. Fotografia de Thomas.Wiewandt/wildhorizons.com.)

A microevolução opera no nível da população

Os processos aleatórios e não aleatórios que causam a evolução podem atuar em diversos níveis. A evolução de populações é conhecida como **microevolução**, sendo penetrante. É o processo responsável pela produção de raças distintas de gatos, gado e cães, e para produzir populações distintas de organismos selvagens, incluindo salmão, ursos e o vírus da gripe. A microevolução é afetada tanto por processo aleatório como por seleção. A seleção no nível de microevolução pode ser dividida ainda em *seleção artificial* e *seleção natural*.

SELEÇÃO ARTIFICIAL

Em seu livro *A Origem das Espécies*, Charles Darwin discutiu a ampla variedade de animais domesticados que os humanos criaram para produzir determinados conjuntos de atributos. No caso dos cães, por exemplo, os humanos começaram por domesticar os lobos cinzentos. Com o tempo, criaram indivíduos que apresentavam atributos específicos, tais como tamanho corporal, cor do pelo e capacidade de caça. Como mostrado na Figura 7.12, apenas alguns séculos de procriação produziram raças de cães com fenótipos bastante divergentes – de São Bernardos a Chihuahuas.

Seleção disruptiva Quando indivíduos com fenótipos extremos apresentam maior aptidão que indivíduos com fenótipos intermediários.

Microevolução A evolução de populações.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Força de seleção, herdabilidade e resposta à seleção

Os pesquisadores, em geral, desejam saber exatamente o quanto a seleção irá direcionar o fenótipo médio em uma população. Por exemplo, se uma criadora de plantas selecionar tomates maiores, ela poderia querer saber quão maior será a próxima geração. De modo semelhante, uma agência governamental que regule a pesca poderia questionar se a coleta de somente os indivíduos maiores poderia causar a evolução da população em direção a um tamanho menor na próxima geração.

Vamos considerar o caso de seleção direcional, no qual um extremo da distribuição fenotípica seja favorecido. Se houver seleção para mais fenótipos extremos e o fenótipo tiver uma base genética, a seleção direcional ocasionará a alteração do fenótipo médio. Seria possível determinar exatamente quanto o fenótipo médio irá mudar na próxima geração? Para responder a esta questão, precisamos conhecer tanto a *força de seleção* quanto a *herdabilidade* do fenótipo.

A **força de seleção** é a diferença entre a média da distribuição fenotípica antes e depois da seleção, medida em unidades de desvios padrões (ver Capítulo 2). Por exemplo, imagine que desejávamos selecionar tomates maiores. O fenótipo (massa do tomate) segue uma distribuição normal com uma média de 100 g e um desvio padrão de 10 g. Agora imagine que selecionemos o extremo superior da distribuição e usemos esses indivíduos para criar a próxima geração de tomates. Se esse grupo selecionado tiver uma média de 115 g, nosso grupo selecionado apresenta uma média que é 1,5 desvio padrão afastada da média da população inteira. Assim, a força de seleção é 1,5.

Nós também sabemos que os fenótipos são os produtos de genes e do ambiente. Uma vez que apenas material genético pode ser passado para a próxima geração, se desejarmos conhecer quanto o fenótipo médio irá mudar, é necessário determinar qual proporção da variação total do fenótipo é causada pelos genes. Esta é denominada **herdabilidade**, e pode variar entre 0 e 1. Se toda a variação fenotípica que vemos em uma distribuição normal for oriunda do ambiente, a herdabilidade é 0; se toda a variação fenotípica for oriunda de variação genética, a herdabilidade é 1. Por convenção, o símbolo para herdabilidade é h^2 (tal denominação pode ser confusa, visto que nada está sendo elevado ao quadrado).

Utilizando os conceitos de força de seleção e herdabilidade, é possível construir uma equação que descreva quanto uma população responderá à seleção na próxima geração. Como a resposta de uma população à seleção é uma função da força de seleção e da herdabilidade do fenótipo

$$R = S \times h^2$$

em que R é a resposta à seleção, S é a força de seleção e h^2 é a herdabilidade.

Usando o nosso exemplo do tomate, podemos calcular o tamanho destes na próxima geração. Se nós selecionarmos pais que estejam 1,5 desvio padrão acima da média da população e se a herdabilidade for 0,33, então

$$R = 1{,}5 \times 0{,}33 = 0{,}5$$

o que significa que o fenótipo médio da próxima geração de tomates será 0,5 desvio padrão – ou 5 g – maior que a geração parental.

EXERCÍCIO Dados os seguintes valores de força de seleção e herdabilidade para a massa dos tomates, calcule a resposta esperada para a seleção em unidades de desvios padrões e gramas:

S	h^2
0,5	0,7
1,0	0,7
1,5	0,7
2,0	0,9
2,0	0,6
2,0	0,3
2,0	0,0

Com base em seus cálculos, qual é a resposta à seleção afetada pela força de seleção e pela herdabilidade?

Força de seleção Diferença entre a média da distribuição fenotípica antes e depois da seleção, medida em unidades de desvios padrões.

Herdabilidade Proporção da variação total fenotípica causada pela variação genética.

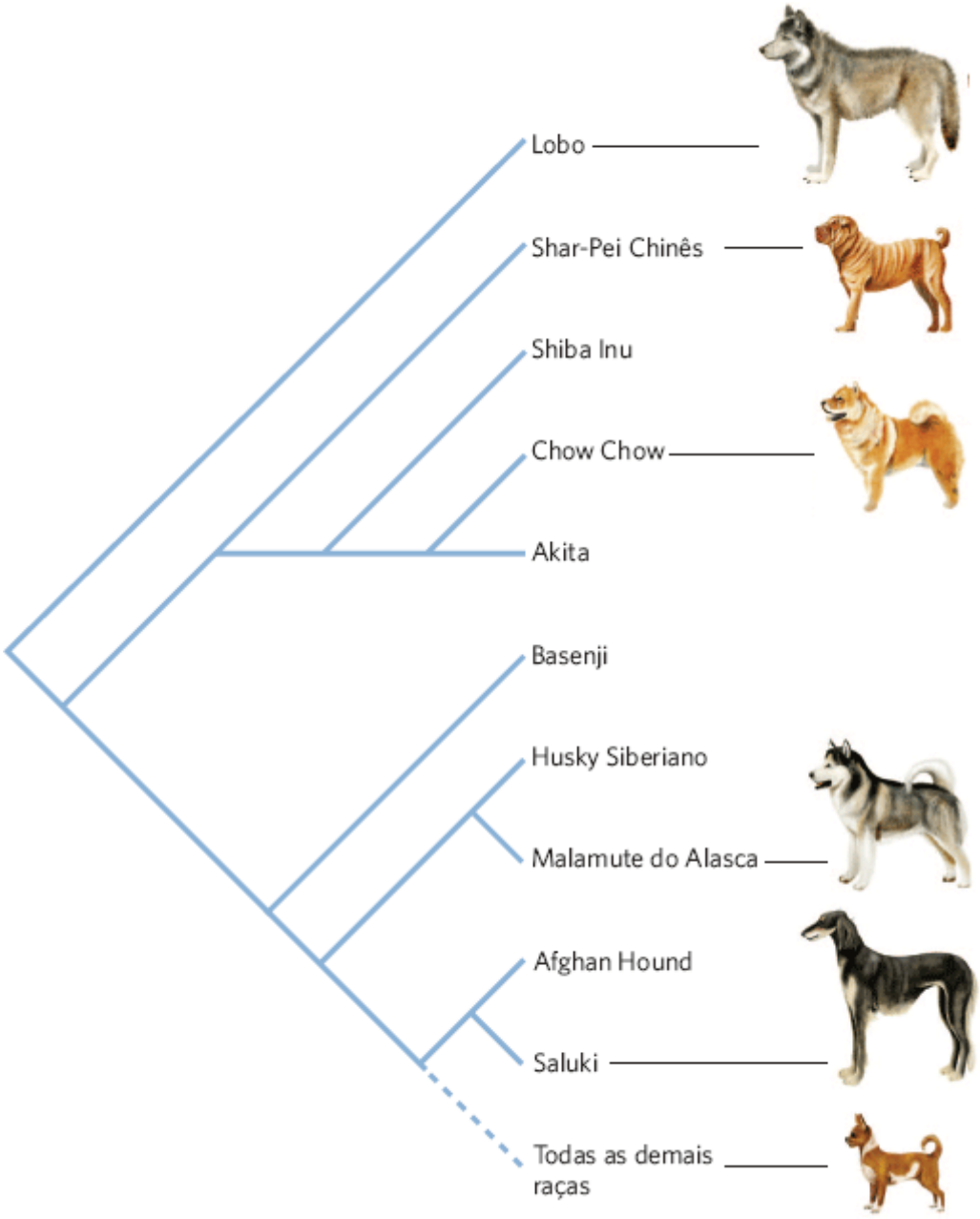


Figura 7.12 Raças de cães domésticos. Tendo iniciado com indivíduos domesticados de lobos cinzentos, os humanos criaram uma ampla diversidade de raças de cães por meio de seleção artificial. (Dados de H. G. Parker *et al.*, Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science* 304 (2004): 1160-1164.)

Todos esses cães pertencem à mesma espécie como o lobo, e poderiam potencialmente procriar entre si. Este é um exemplo de **seleção artificial**, em que os humanos decidem quais indivíduos se reproduzirão e a criação é realizada com um objetivo preconcebido para atributos desejados na população. Uma seleção artificial semelhante ocorreu para criar diversas raças de outros animais domésticos, incluindo gado, ovelhas, porcos e galinhas.

A seleção artificial também foi aplicada a plantas. Um dos exemplos mais conhecidos é a reprodução da mostarda-selvagem (*Brassica oleracea*). Como é possível observar na Figura 7.13, a mostarda-selvagem foi cultivada em uma diversidade de vegetais pela seleção de um caule único e atributos de folhas e flores. Atualmente, a mostarda-selvagem pode ser consumida como repolho, couve-de-bruxelas, couve-flor, brócolis, couve e couve-rábano.

As práticas humanas podem levar à seleção artificial sem intenção; algumas vezes, com consequências prejudiciais. Por exemplo, a ampla aplicação de pesticidas causou resistência em mais de 500 espécies de pragas que prejudicam a produção de alimentos e a saúde humana. Analogamente, o uso extensivo de antibióticos causou a evolução de muitos patógenos danosos ao homem, resistentes aos antibióticos, como descrito em "Tuberculose resistente a medicamentos", no fim deste capítulo. Nesses casos, o papel dos mecanismos evolutivos está claro. Quando os pesticidas ou antibióticos são direcionados a milhões de organismos, um pequeno número de indivíduos geralmente carrega uma mutação que confere resistência. Como somente os mutantes sobrevivem e a mutação é herdável, a próxima geração torna-se mais resistente.

A tese de Darwin para evolução por seleção natural foi fortalecida por suas observações de como a seleção artificial atuava. Ele argumentou que, se os humanos podiam produzir uma ampla variedade de raças de animais e plantas em alguns

séculos por meio de seleção artificial, a seleção natural poderia certamente apresentar efeitos semelhantes durante milhões de anos.

SELEÇÃO NATURAL

Uma pessoa conduzindo uma seleção artificial geralmente tem um conjunto específico de atributos em mente (p. ex., maior produção de leite em bovinos). Esse não é o caso na seleção natural, que favorece qualquer combinação de atributos que forneça maior aptidão para um indivíduo. Tanto a seleção artificial quanto a natural atuam favorecendo certos atributos em relação a outros; ambas selecionam atributos que sejam herdáveis – a diferença está em como os atributos são selecionados. Podem existir múltiplas maneiras de aprimorar a aptidão de um indivíduo, e todas elas são favorecidas pela seleção natural, independentemente do fenótipo resultante. Por exemplo, uma presa poderia reduzir sua probabilidade de ser comida ao se esconder dos predadores, para não ser detectada, ou desenvolver espinhos que a impedissem de ser comida. As duas estratégias são eficazes em aumentar a aptidão da presa, e ambos os atributos poderiam ser favorecidos pela seleção natural. Na seleção artificial, os humanos determinam a aptidão dos atributos e geralmente selecionam aqueles com propósitos específicos que, na verdade, reduziriam de fato a aptidão de indivíduos se eles vivessem em um ambiente natural.

Seleção artificial A seleção na qual os humanos decidem quais indivíduos se reproduzirão, e a criação é realizada com um objetivo preconcebido em relação aos atributos da população.

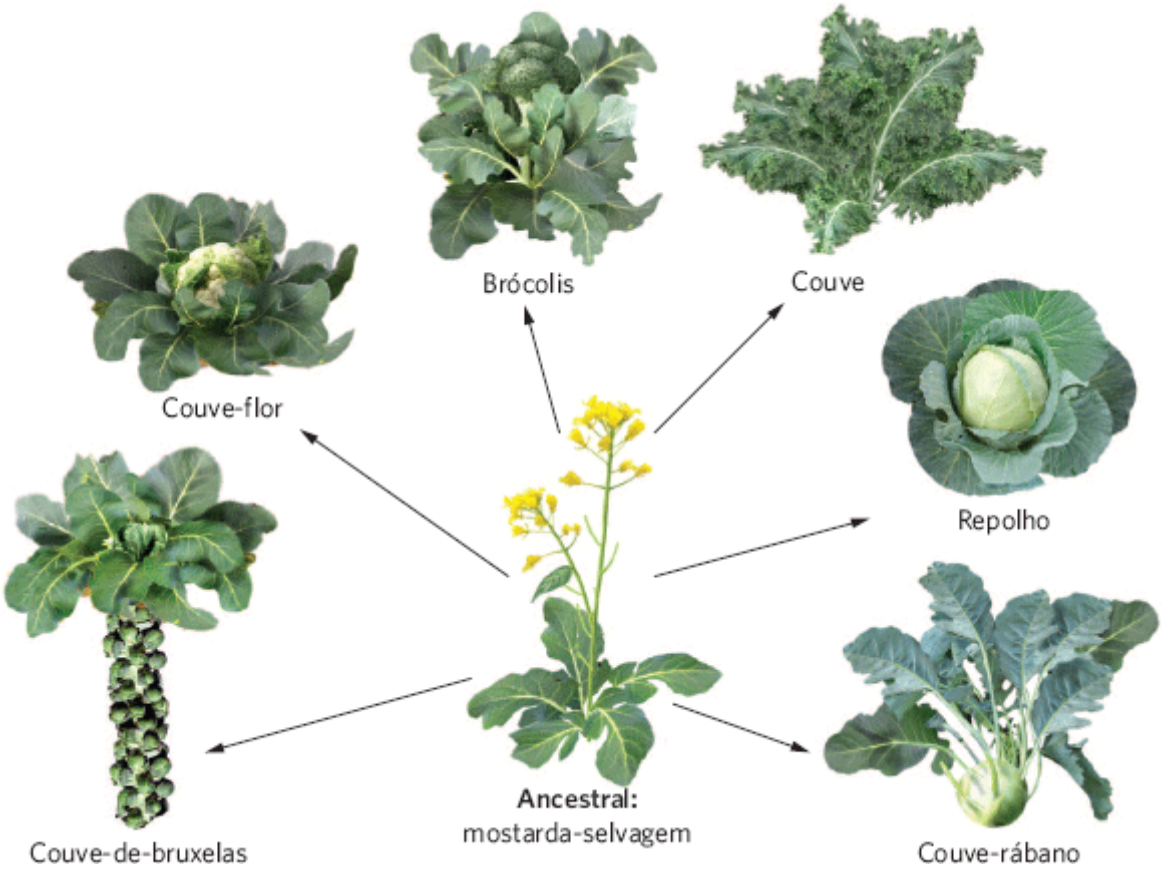


Figura 7.13 Seleção artificial na mostarda selvagem. Ao longo dos anos, criadores de plantas produziram uma variedade de vegetais comuns por meio de seleção artificial de diferentes atributos da mostarda-selvagem.

A maioria dos biólogos evolutivos concorda que a diversificação de organismos ao longo da história de vida da Terra ocorreu primordialmente por seleção natural; esta é um processo ecológico: ocorre devido a diferenças no sucesso reprodutivo entre os indivíduos dotados de diferentes formas ou função em um ambiente específico. Ou seja, à medida que os indivíduos interagem com seu ambiente – incluindo condições físicas, recursos alimentares, predadores, outros indivíduos da mesma espécie etc. – os atributos que levam a uma maior aptidão naquele ambiente são passados adiante.

A evolução por seleção natural é um fenômeno comum nas populações; por exemplo, muitos predadores provocam seleção nos atributos de suas presas. Na Figura 7.14, é possível ver este processo para peixes que se alimentam de anfípodas, uma pequena espécie de crustáceo. Os anfípodas parentais produzem uma prole abundante com tamanho variável; contudo, os peixes preferem consumir os anfípodas maiores, por fornecerem a maior quantidade de energia por unidade de esforço. Os menores anfípodas têm maior chance de sobrevivência e, uma vez que o tamanho corporal seja um atributo herdável em anfípodas, as gerações subsequentes desenvolvem corpos menores.

Uma das demonstrações mais notáveis de microevolução é o exemplo da mariposa-de-pimenta (*Biston betularia*). Durante o início do século 19, na Inglaterra, a maioria dos indivíduos dessa mariposa era branca com manchas escuras; ocasionalmente, no entanto, havia uma mariposa escura ou *melânica* (Figura 7.15A). Durante os 100 anos seguintes, os indivíduos escuros tornaram-se mais comuns nas florestas próximas às regiões altamente industrializadas, um fenômeno geralmente referido como **melanismo industrial**. Em regiões que não eram industrializadas, o fenótipo claro ainda prevaleceu.

Como o melanismo é um atributo herdável, pareceria razoável supor que o ambiente deve ter sido alterado de modo a fornecer às formas escuras uma vantagem de sobrevivência em relação às claras. O agente específico da seleção foi facilmente identificado. As mariposas-de-pimenta descansam nas árvores durante o dia. Os cientistas observaram que a poluição do ar em áreas industriais escureceu as árvores com fuligem (como mostrado na Figura 7.15B); assim, eles suspeitaram de que as aves predadoras poderiam ver as mariposas claras mais facilmente. Como as árvores em regiões não poluídas eram muito mais claras, as mariposas escuras seriam mais visíveis nessas regiões. Para testar essas hipóteses, números iguais de mariposas claras e escuras foram colocados em troncos de árvores em bosques poluídos e em bosques não poluídos. Como você pode ver na Figura 7.15C, quando ambos os tipos de mariposas foram colocados nas árvores claras nas regiões não poluídas, as aves consumiram mais mariposas escuras. Quando ambos os tipos foram colocados em árvores escuras em regiões poluídas, as aves consumiram mais mariposas claras. Isso confirmou que a alteração nos fenótipos observados ao longo do tempo na Inglaterra refletiu a evolução da população em resposta às mudanças nas condições ambientais.

Melanismo industrial Fenômeno no qual atividades industriais causam o escurecimento de *habitats*, devido à poluição e, como resultado, os indivíduos que possuem fenótipos mais escuros são favorecidos pela seleção.

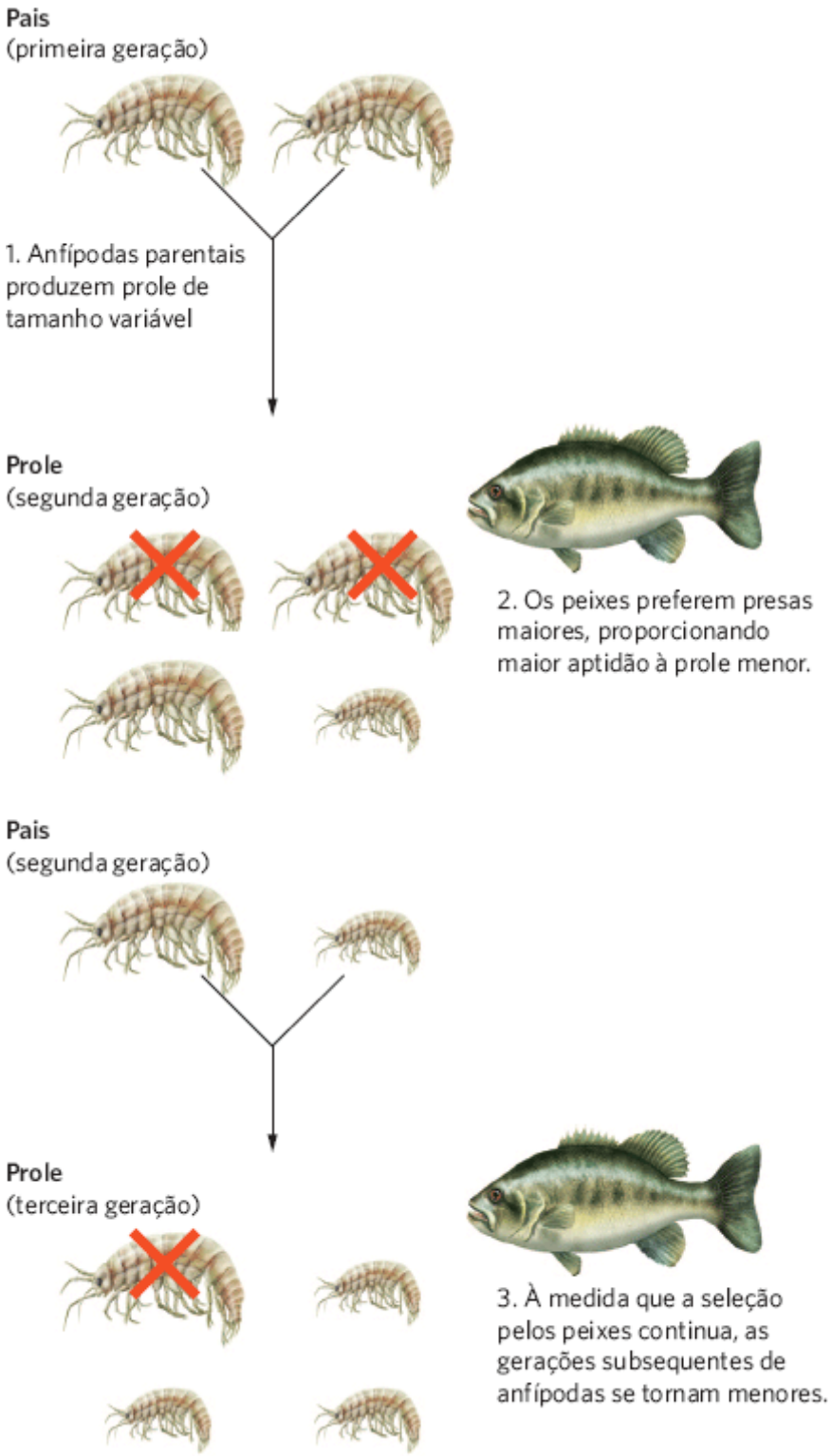


Figura 7.14 Seleção natural por influência de predadores em suas presas. O anfípoda, um pequeno crustáceo, produz uma prole abundante com tamanho variável. Os peixes predadores preferem se alimentar dos anfípodas maiores, ocasionando a seleção de corpos menores.

Em anos recentes, à medida que programas de controle de poluição reduziram a quantidade de fuligem no ar e melhoraram as condições nas florestas, as frequências das mariposas melânicas diminuíram, como era de se esperar. A Figura 7.16 exibe dados para a área ao redor do centro industrial de Kirby, no noroeste da Inglaterra. Conforme a quantidade de poluição declinou – medida em termos de dióxido de enxofre e representado como uma linha azul –, a casca das árvores começou a clarear. Após duas décadas de declínio da poluição, as árvores tornaram-se mais claras e a frequência das formas escuras da mariposa diminuiu de mais de 90% da população em 1970 para cerca de 30% em 1990, como representado pela linha preta. De modo semelhante ao tentilhão-de-solo-médio discutido no início deste capítulo, a história das mariposas melânicas demonstra como a microevolução pode ocorrer em um período de tempo relativamente curto.

A macroevolução opera no nível das espécies e nos níveis mais altos da organização taxonômica

Enquanto a microevolução é um processo que ocorre no nível da população, a **macroevolução** é um processo que ocorre em níveis mais altos de organização, incluindo espécie, gêneros, famílias, ordens e filos. Para nossos objetivos, nossa discussão será restringida da macroevolução à evolução de novas espécies, um processo conhecido como **especiação**. O padrão de especiação ao longo do tempo pode ser ilustrado utilizando-se árvores filogenéticas e a especiação pode ocorrer de duas maneiras: *especiação alopátrica* e *especiação simpátrica.*

ÁRVORES FILOGENÉTICAS

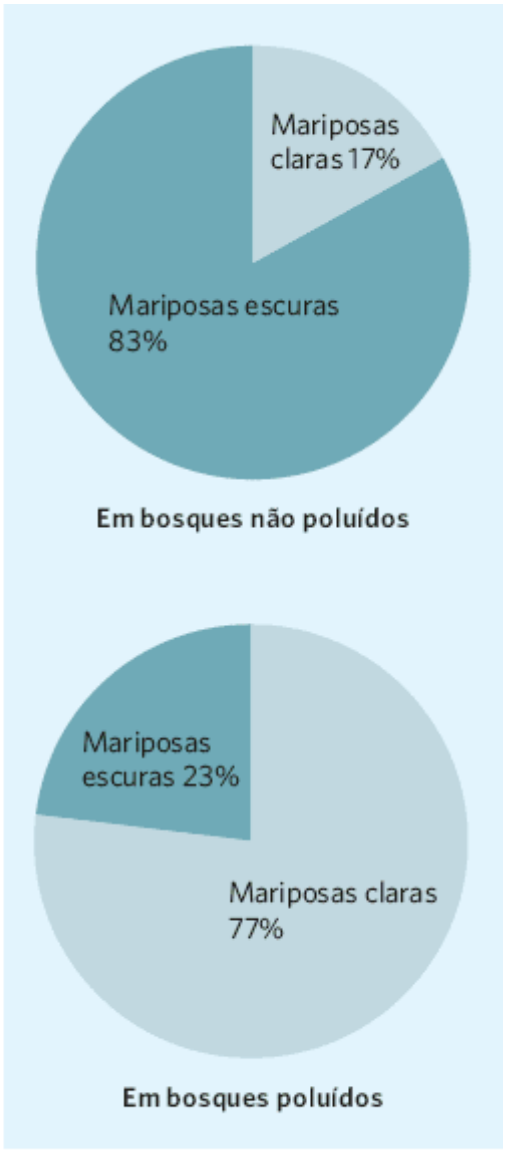
Em geral, os cientistas podem documentar a microevolução, pois esta pode ocorrer em um período relativamente curto. Em alguns casos, os cientistas monitoraram populações selvagens ao longo do tempo para rastrear o processo evolutivo. Em outros casos, há documentos históricos que descrevem o desenvolvimento de plantas e animais domesticados. Por exemplo, a maioria das raças modernas de cães é o resultado de seleção artificial durante os últimos três séculos, e os registros demonstram que as raças mais antigas deram origem às mais novas. Compreender como a macroevolução ocorreu, no entanto, é um desafio muito maior. Uma vez que não é possível viajar no tempo e não existem registros escritos de milhões de anos atrás, os verdadeiros padrões de evolução nunca serão conhecidos com exatidão, embora os fósseis possam ajudar na análise da evolução dos atributos morfológicos. Na ausência de evidências mais diretas, os cientistas trabalham a partir da premissa de que as espécies com o maior número de atributos em comum são aquelas com parentesco mais próximo. Esses atributos podem incluir formatos e tamanhos de estruturas de organismos vivos e fósseis, assim como a ordem das bases nitrogenadas no DNA de diferentes organismos. Para mapear tais relações, os cientistas utilizam **árvores filogenéticas**, que são padrões hipotéticos de parentesco entre diferentes grupos, tais como populações, espécies ou gêneros. Em essência, árvores filogenéticas são tentativas de se compreender a ordem na qual grupos evoluíram de outros grupos. A Figura 7.17 mostra uma árvore filogenética para diversos grupos grandes de vertebrados. A partir dela, você pode ver que todos os vertebrados compartilham o mesmo ancestral comum. Ao longo do tempo, esse ancestral deu origem aos peixes, anfíbios, mamíferos e répteis (incluindo as aves).

Macroevolução Evolução em níveis maiores de organização, incluindo espécies, gêneros, famílias, ordens e filos.

Especiação A evolução de novas espécies.

A Bosques não poluídos

B Bosques poluídos



C Mariposas consumidas

Figura 7.15 Seleção por predação de aves para diferentes fenótipos de mariposa. **A.** Em florestas não poluídas, as árvores têm casca de cor clara e as mariposas com o fenótipo claro camuflam-se melhor. **B.** Em florestas poluídas, as árvores apresentam casca de cor escura e as mariposas com fenótipo escuro camuflam-se melhor. **C.** Quando pesquisadores colocaram ambos os fenótipos de mariposas em árvores poluídas e não poluídas, poucas mariposas claras foram consumidas por aves em árvores não poluídas; no entanto, poucas mariposas escuras foram consumidas em árvores poluídas. (Dados de B Kettlewell, Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, *Heredity* (1956;10:287-301. Fotos de Michael Willmer Forbes Tweedie/Photo Researchers, Inc.)

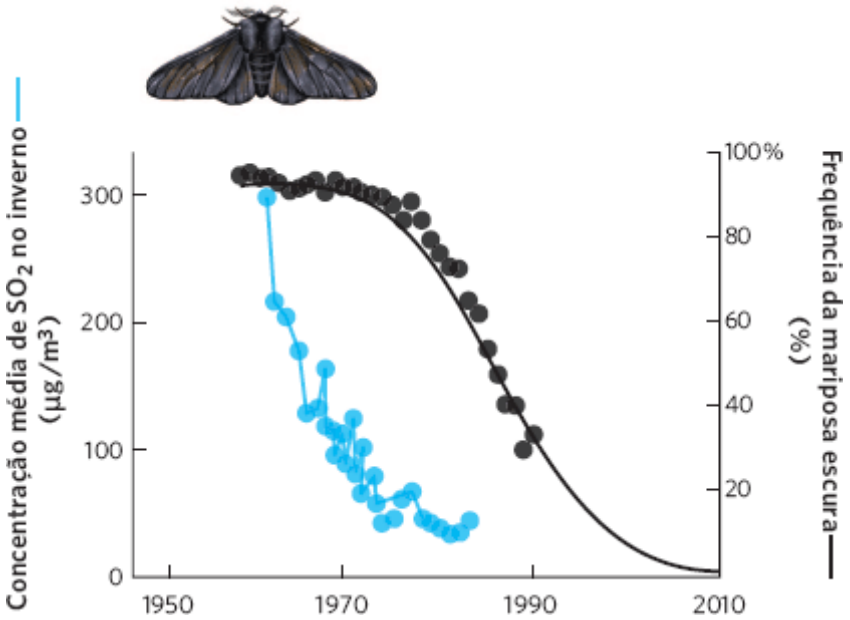


Figura 7.16 Revertendo os efeitos da poluição. À medida que as indústrias ao redor de Kirby, Inglaterra, reduziram a quantidade de poluição por dióxido de enxofre que liberavam na atmosfera, a cor das árvores se tornou mais clara. Após uma década de declínio da poluição, a frequência da forma escura da mariposa-de-pimenta começou a decair rapidamente. (Dados de CA Clarke *et al.*, Evolution in reverse: Clean air and the peppered moth, *Biological Journal of the Linnean Society* 26 (1985): 189-199; GS Mani e MEN Majerus, Peppered moth revised: Analysis of recent decreases in melanic frequency and predictions for the future. *Biological Journal of the Linnean Society* 48 (1993): 157-165.)

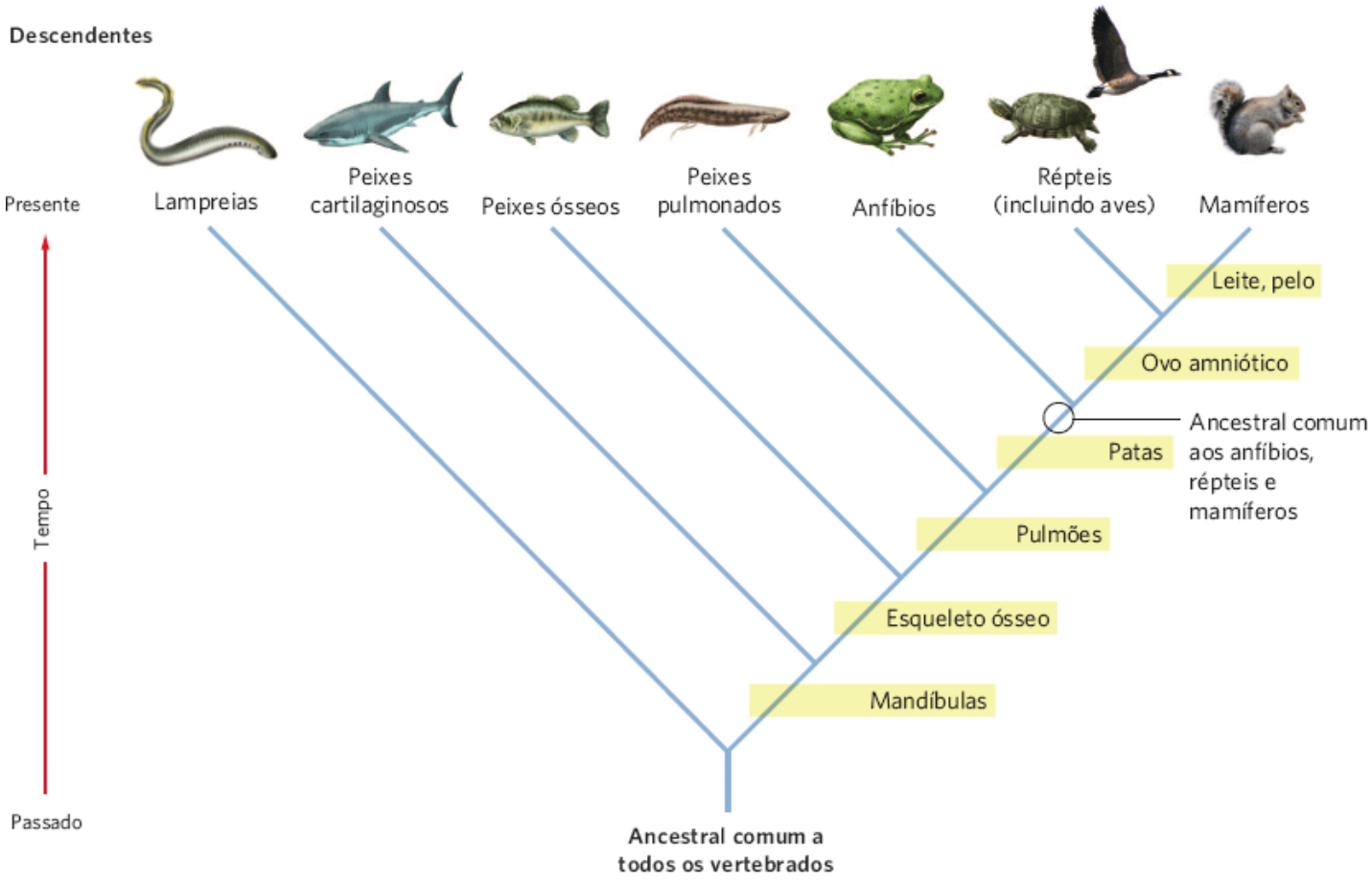


Figura 7.17 Árvore filogenética. Procurando por semelhanças em fenótipos e no DNA, os cientistas podem desenvolver hipóteses sobre a relação entre diferentes grupos de organismos. Nessa árvore filogenética dos maiores grupos de vertebrados, as caixas amarelas indicam pontos no tempo nos quais novos importantes atributos evoluíram.

ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA

Especiação alopátrica é a evolução de novas espécies pelo processo de isolamento geográfico. Imagine que comecemos com uma única grande população de um rato-do-campo (mostrado em seu primeiro estágio na Figura 7.18). Em algum momento, uma parte da população é separada do restante; isso poderia ocorrer pelo fato de alguns indivíduos colonizarem uma nova ilha, como os primeiros tentilhões a chegarem às Ilhas Galápagos, vindos da América do Sul. Alternativamente, a população poderia ser dividida por uma barreira geográfica, como um novo rio que divide ao meio um *habitat* terrestre, uma cadeia de montanhas que se eleva e impede sua travessia, ou um lago que se divide em dois lagos menores. Em qualquer caso, as duas populações são isoladas uma da outra, como mostrado no passo 2 da figura. Em virtude da separação física, elas não mais se reproduzem entre si, de modo que cada população evolui independentemente. Se uma ou ambas as populações tiverem poucos indivíduos, os efeitos fundadores e a deriva genética podem influenciar fortemente a direção na qual a população evolui. Quando as condições ecológicas diferem nas duas localidades isoladas, a seleção natural fará com que cada população desenvolva adaptações que aumentem sua aptidão de acordo com as condições ambientais locais. Ao longo do tempo, como mostrado no passo 5, as populações podem se tornar muito diferentes, a ponto de não serem mais capazes de reproduzir entre si, mesmo que sejam unidas novamente. Nesse ponto, as duas populações evoluíram para espécies diferentes.

Árvores filogenéticas Padrões hipotéticos de parentesco entre grupos distintos, tais como populações, espécies ou gêneros.

Especiação alopátrica A evolução de novas espécies pelo processo de isolamento geográfico.

1. População original dos ratos-do-campo.

2. Um rio surge, dividindo a população.

3. Ao longo de muitas gerações, cada população evolui independentemente.

4. Por fim, as duas populações tornam-se geneticamente distintas.

5. Posteriormente, mesmo que o rio seque e as duas populações entrem em contato, elas podem não serem mais capazes de se reproduzir.

Figura 7.18 Especiação alopátrica. Quando barreiras geográficas dividem populações, cada uma evolui independentemente. Ao longo do tempo, as duas populações podem se tornar muito diferentes, a ponto de não serem mais capazes de reproduzirem entre si. Nesse ponto, elas tornaram-se duas espécies distintas.

Acredita-se que a especiação alopátrica seja o mecanismo mais comum de especiação. A Figura 7.19 ilustra o processo para os tentilhões de Darwin usando uma árvore filogenética. Darwin formulou a hipótese de que a espécie ancestral dos tentilhões que ele encontrou provavelmente veio do continente da América do Sul. Uma vez que a espécie ancestral dos tentilhões chegou às Ilhas Galápagos, a população cresceu e, por fim, colonizou muitas das ilhas do arquipélago. O isolamento e as condições ecológicas únicas presentes em cada ilha favoreceu o processo de especiação alopátrica. Os pesquisadores criaram a hipótese de que tais condições originaram algumas das 14 espécies de tentilhões reconhecidas atualmente nas Ilhas Galápagos, embora outras espécies de tentilhões nessas ilhas pareçam ter evoluído por outro processo, conhecido como *especiação simpátrica*.

ESPECIAÇÃO SIMPÁTRICA

Diferentemente da especiação alopátrica, a **especiação simpátrica** origina novas espécies sem isolamento geográfico. Em alguns casos, elas evoluem para uma diversidade de novas espécies dentro de uma localização determinada. Um exemplo disso é o grupo de espécies de peixes ciclídeos que vivem no Lago Tanganyika no leste da África. Ao longo de milhões de anos, um único peixe ancestral originou mais de 200 espécies únicas, incluindo insetívoras, piscívoras e comedoras de moluscos (Figura 7.20). Essa enorme quantidade de especiação parece ter sido facilitada pela existência de muitos *habitats* distintos por todo o lago, tais como costas rochosas *versus* costas arenosas. Essa variação de *habitat* em pequena escala pode ter favorecido a evolução de diferentes fenótipos que, então, levaram à evolução de novas espécies.

Poliploidia é um mecanismo comum pelo qual a especiação simpátrica pode ocorrer em alguns tipos de organismos. Espécies **poliploides**, com três ou mais conjuntos de cromossomos, surgem quando cromossomos homólogos falham em separar-se corretamente durante a meiose, resultando em gametas diploides em vez de haploides. Se um óvulo diploide, por exemplo, for fertilizado por um espermatozoide haploide, o zigoto resultante apresentará três conjuntos de cromossomos. Nesse ponto, o organismo é um poliploide. Por apresentar agora mais de dois conjuntos de cromossomos, ele é incapaz de se reproduzir com quaisquer indivíduos diploides. Dessa maneira, quando um poliploide é formado, imediatamente torna-se uma espécie geneticamente diferente de seus pais. Diversas espécies de insetos, caramujos e salamandras são poliploides, assim como 15% de todas as plantas com flores.

Especiação simpátrica A evolução de novas espécies sem isolamento geográfico.

Poliploide Uma espécie com três ou mais conjuntos de cromossomos.

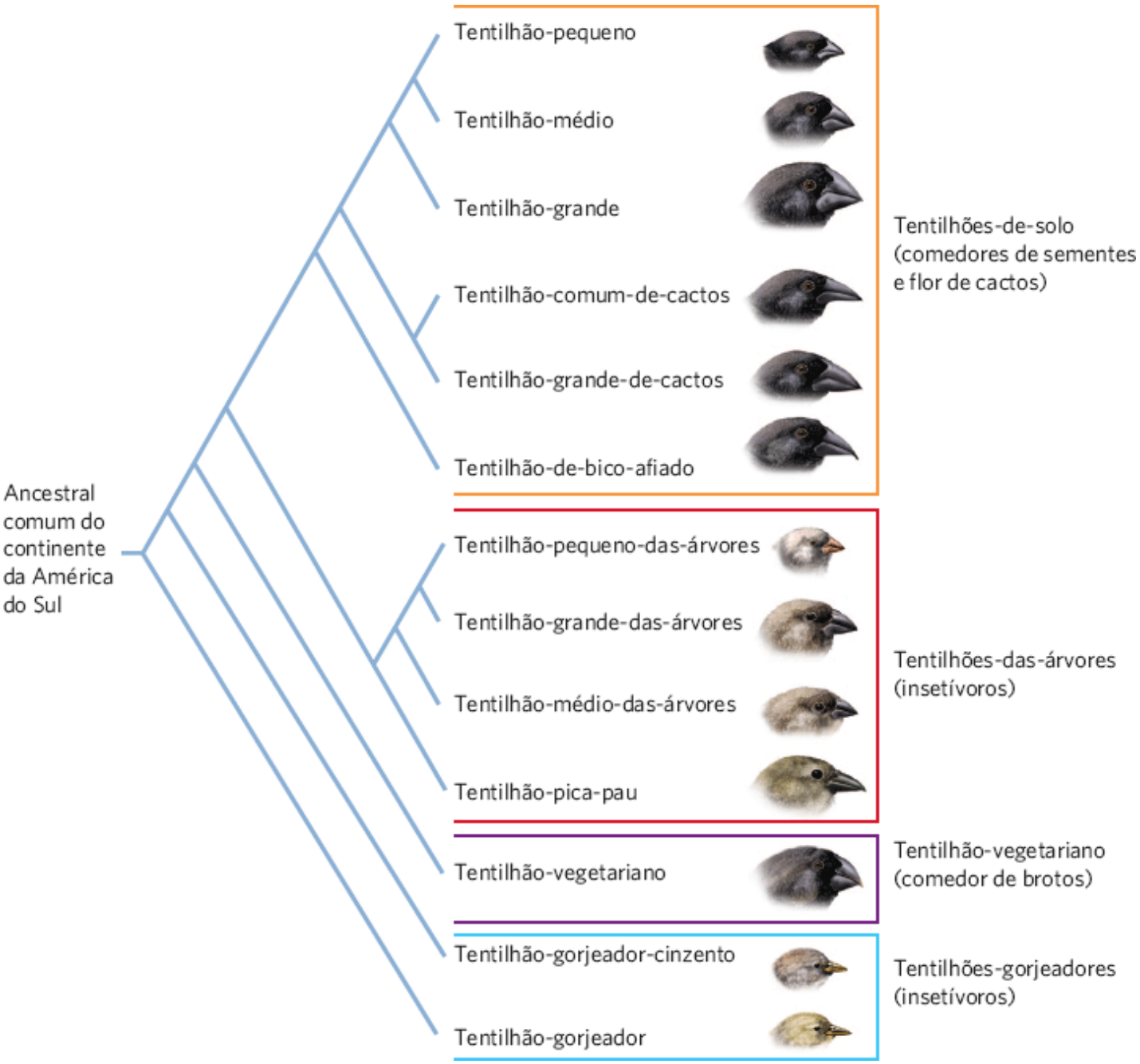


Figura 7.19 Especiação alopátrica nos tentilhões de Darwin. Por meio de especiação alopátrica, uma única espécie ancestral comum da América do Sul continental evoluiu em 14 espécies diferentes de tentilhões nas Ilhas Galápagos. (Observe que o estudo filogenético foi feito em apenas 13 das 14 espécies.)

Figura 7.20 Especiação simpátrica. Mais de 200 espécies de peixes ciclídeos do Lago Tanganyika evoluíram a partir de um único ancestral. (Fonte http://www.uni-graz.at/~sefck)

Um exemplo interessante de poliploidia pode ser encontrado em um grupo de salamandras. Tanto a salamandra-de-manchas-azuis (*Ambystoma laterale*) quanto a salamandra-de-Jefferson (*A. jeffersonianum*) são espécies diploides. Como ilustrado na Figura 7.21, em algum momento do passado, uma salamandra-de-manchas-azuis sofreu meiose incompleta e acidentalmente produziu um gameta diploide. Ela então acasalou com uma salamandra-de-Jefferson, que produziu um gameta haploide normal. A prole resultante era uma salamandra triploide, que instantaneamente tornou-se uma espécie distinta conhecida como salamandra-de-Tremblay (*A. tremblayi*) – esta é uma espécie unicamente feminina que produz filhas clones das mães. Essas salamandras irão procriar com outra espécie de salamandra para estimular sua própria reprodução; no entanto, elas podem criar filhas sem incorporar DNA de qualquer outra espécie. Se elas incorporarem o esperma haploide de um macho de outras espécies, a sua prole pode, então, carregar quatro conjuntos de cromossomos, o que as tornaria *tetraploides*.

Criadores de plantas desenvolveram técnicas que causam poliploidia, de modo a produzir atributos mais desejáveis em plantas; essa é uma maneira de seleção artificial no nível de espécie. Ao expor plantas a temperaturas frias repentinas no momento da reprodução, eles podem aumentar as chances de uma planta produzir gametas diploides em vez de haploides. Plantas poliploides tendem a ser maiores, assim como seus frutos e flores. Em uma floricultura, as flores bonitas e vistosas costumam ser o produto de poliploidia induzida por humanos. Muitas plantas cultivadas também são poliploides, incluindo melancias, bananas, morangos e trigo. Na Figura 7.22, é possível ver que os criadores de plantas utilizaram uma espécie de trigo com dois conjuntos de cromossomos para desenvolver novas espécies com quatro ou seis cromossomos. Quanto maior o número de cromossomos no trigo, maior a planta e as suas sementes.

Figura 7.21 Poliploidia em salamandras. Espécies triploides podem ocorrer quando um indivíduo que passa por meiose incompleta e produz um gameta diploide cruza com outro indivíduo que passa por meiose normal e produz um gameta haploide. A salamandra-de-Tremblay é uma espécie triploide, só de fêmeas, que surgiu por meio de especiação simpátrica a partir do cruzamento da salamandra-de-manchas-azuis e a salamandra-de-Jefferson.

INOVAÇÕES-CHAVE

Às vezes, a evolução produz atributos incomuns que se mostram altamente úteis, pois possibilitam que as espécies explorem novos nichos e sofram especiação em uma alta taxa. Por exemplo, quando o ancestral de morcegos primariamente desenvolveu asas, abriu-se uma nova gama de oportunidades ecológicas para esses mamíferos, incluindo a capacidade de captura de insetos voadores e de coleta de néctar e pólen das flores. Atualmente, os morcegos constituem a segunda ordem mais rica em espécies de mamíferos, depois dos roedores. Analogamente, a evolução das fotossínteses C_4 e CAM tornou possível que as plantas com flores crescessem em regiões com escassez de água, como já discutido no Capítulo 3.

Em 2011, biólogos descobriram uma conexão fundamental entre chifres e asas em insetos que representam uma inovação-chave. Entomologistas há muito se maravilham com as estruturas proeminentes semelhantes a chifres encontradas nos insetos soldadinhos, como mostrado na Figura 7.23. Esses chifres servem a uma grande variedade de funções, incluindo o mimetismo de partes de plantas (p. ex., galhos e espinhos) ou mimetizando outros insetos, incluindo formigas agressivas. Sabe-se que os insetos contêm um par de patas em cada um dos três segmentos do tórax. A maioria dos insetos também apresenta um par de asas no segundo e terceiro segmentos torácicos, mas não no primeiro segmento; contudo, os fósseis indicam que insetos ancestrais geralmente tinham asas no primeiro segmento. Os pesquisadores dos soldadinhos descobriram que os chifres desses insetos sempre emergem do primeiro segmento torácico, de onde as asas emergiam em seus ancestrais. Além disso, quando o chifre inicia seu desenvolvimento, ele começa como dois pequeninos brotos, de modo similar ao início da formação de asas, e, posteriormente, esses brotos se fundem para formar um chifre. Finalmente, os genes que controlam o desenvolvimento de asas no segundo e terceiro segmentos também estão expressados no primeiro segmento dos soldadinhos. Conjuntamente, a evidência sugere que os soldadinhos tiraram vantagem dos genes das asas para desenvolver uma inovação-chave de chifres distintos, que servem a ampla variedade de funções atualmente.

Figura 7.22 Poliploidia no trigo. A partir de uma espécie diploide de trigo, criadores de plantas produziram uma espécie nova, a qual apresenta quatro ou seis conjuntos de cromossomos. **A.** O trigo ancestral *einkorn* (*Triticum boeoticum*) apresenta dois conjuntos de cromossomos e sementes pequenas. B. Trigo-duro (*Triticum durum*), usado para fazer massas, foi criado para ter quatro conjuntos de cromossomos; suas sementes são de tamanho médio. C. Trigo comum (*Triticum aestivum*), usado para pães e outros produtos assados, foi criado para apresentar seis conjuntos de cromossomos; contém as maiores sementes.

Figura 7.23 A evolução de inovações-chave. Soldadinhos são um grupo de insetos que apresentam chifres distintos sobre seus corpos. Novas pesquisas sugerem que os chifres são uma modificação nova das asas ancestrais.

Neste capítulo, vimos que os produtos da evolução estão todos ao nosso redor, desde as nossas raças favoritas de animais até muitos dos alimentos que mais gostamos de comer. Os processos que causam a evolução no nível de população são os mesmos que causam evolução no nível de espécie. Uma boa compreensão sobre evolução não é um mero exercício acadêmico; ela tem implicações no mundo real para auxiliar os humanos, incluindo na luta contra doenças.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

TUBERCULOSE RESISTENTE A MEDICAMENTOS

Morte por tuberculose. Pacientes tuberculosos em tratamento em um hospital em Tomsk, Rússia. (Fotografia de Vladimir Malygin/Itar-Tass Photos/Newscom.)

A tuberculose, ou TB, é uma doença altamente infecciosa causada por uma micobactéria (*Mycobacterium tuberculosis*); além disso, foi responsável pela morte de pessoas por milhares de anos. Em 2009, por exemplo, os pesquisadores descobriram que os tecidos preservados de uma mulher que morreu há 2.600 anos, e foi mumificada, têm marcadores genéticos da bactéria causadora da tuberculose. Atualmente, especialistas estimam que quase 1/3 da população humana mundial está infectada pela bactéria, embora ela permaneça inativa e não cause problemas para a maioria dessas pessoas. No entanto, a bactéria torna-se ativa em aproximadamente 9 milhões de pessoas a cada ano. A TB causa extensos danos teciduais, fraqueza, suor noturno e sangramentos. É altamente contagiosa – quando um indivíduo infectado tosse ou fala, bactérias são expelidas e podem sobreviver no ar por várias horas e infectar outras pessoas.

Em todo o mundo, a cada ano, 2 milhões de pessoas morrem de TB. Felizmente, pesquisadores médicos desenvolveram um medicamento de baixo custo para combater a tuberculose. Apesar de ter sido altamente eficaz na redução do número de pessoas infectadas com a TB, a bactéria começou a desenvolver resistência a essa medicação.

A tuberculose resistente a medicamentos é um problema crescente em todo o mundo, particularmente na África, Rússia e China. A razão não é um mistério – as bactérias podem crescer rapidamente a números incrivelmente altos e, como já foi abordado na discussão sobre evolução, populações muito grandes são mais propensas a terem um número substancial de indivíduos que apresentam mutações. Ocasionalmente, uma mutação torna a bactéria mais resistente. Os antibióticos representam uma poderosa força seletiva que pode matar rapidamente a maioria de bactérias sensíveis, possibilitando assim que bactérias resistentes prosperem.

Um dos maiores contribuintes para a evolução da resistência à TB é creditado ao comportamento dos pacientes contaminados. O tratamento típico da tuberculose requer que o paciente tome os remédios diariamente por 1 ano. Embora muitas bactérias sejam mortas logo no início do tratamento, a continuidade do tratamento auxilia a eliminação de todos os patógenos. Às vezes, os pacientes deixam de tomar os remédios porque se sentem melhor após alguns meses ou simplesmente não dispõem de recursos financeiros para custear o tratamento pelo ano inteiro.* Em qualquer caso, a maioria das bactérias resistentes sobreviverá em seus corpos.

A tuberculose resistente a medicamentos está se tornando um grave problema. Pesquisadores desenvolveram novos tipos de medicamentos para tentar selecionar diferentes atributos da TB, com a esperança de que mesmo que o patógeno desenvolva resistência a uma substância, ele ainda será suscetível a outras. Contudo, atualmente, há um aumento de casos de "tuberculose multidrogarresistente" ou TBMDR, uma linhagem de bactéria que desenvolveu resistência a diversas substâncias. Na Rússia, por exemplo, aproximadamente 20% de todas as pessoas infectadas com TB carregam a linhagem TBMDR. Tais linhagens são muito mais difíceis de matar e os medicamentos necessários são 100 vezes mais caros que os tradicionais. Ainda mais séria é a descoberta do que vem sendo chamado de "tuberculose extensivamente resistente". Esse tipo de TB foi detectado em 45 países, incluindo a Rússia, e não existem medicamentos disponíveis atualmente para eliminá-la. A evolução da resistência da TB é um exemplo excelente do motivo pelo qual precisamos compreender o processo de evolução. Conhecer as fontes de variação genética e a maneira que a seleção atua nessa variação nos auxilia a desenvolver programas de tratamento com fármacos que sejam mais capazes de controlar os patógenos sem produzir linhagens multidrogarresistentes.

Fontes: Altman LK. Drug-resistant TB rates soar in former Soviet regions. 2008. *New York Times*, February 27. http://www.nytimes.com/2008/02/27/health/27tb.html

Goozner M. 2008. A report from the Russian front in the global fight against drug-resistant tuberculosis. *Scientific American*, August 25. http://www.scientificamerican.com/article.cfm?id5siberia-drug-resistant-tuberculosis.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **O processo de evolução depende da variação genética.** Entre populações e dentro delas, a variação genética é causada pela existência de alelos diferentes, que podem ser dominantes, codominantes ou recessivos. A variação genética pode ser provocada por mutação ou recombinação

■ **A evolução pode ocorrer por processos aleatórios ou por seleção.** Os quatro processos aleatórios que causam evolução são mutação, deriva genética, efeitos de gargalo e efeitos fundadores. A evolução também pode ocorrer por seleção, que pode ser estabilizadora, direcional ou disruptiva. Se a evolução ocorrer por meio de processos aleatórios ou por seleção, cientistas podem usar semelhanças em atributos para construir padrões hipotéticos de parentesco entre grupos distintos em árvores filogenéticas

■ **A microevolução opera no nível da população.** As populações podem evoluir devido à seleção artificial, que produz linhagens de animais e plantas domesticados. As populações também podem evoluir por causa da seleção natural, como nas situações em que predadores consomem seletivamente suas presas e quando pesticidas e antibióticos matam seletivamente os indivíduos mais sensíveis, possibilitando que os indivíduos mais resistentes sobrevivam e se reproduzam

■ **A macroevolução opera no nível das espécies e nos níveis mais altos da organização taxonômica.** O processo mais comum que causa macroevolução é a especiação alopátrica, na qual populações tornam-se isoladas geograficamente e evoluem de modo independente em espécies diferentes ao longo do tempo. O processo menos comum é a especiação simpátrica, na qual espécies tornam-se isoladas reprodutivamente sem que estejam isoladas geograficamente, em geral, pela formação de poliploides.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Qual a diferença entre genes e alelos?

2. Por que é essencial que os atributos sejam herdados para que a evolução ocorra?

3. O inseticida DDT foi amplamente usado para controlar os mosquitos que transmitem a malária. Como você explicaria o fato de muitas populações de mosquitos serem agora resistentes ao DDT?

4. Quais são as três fontes principais de variação genética?

5. Compare e diferencie a evolução por seleção artificial da evolução por seleção natural.

6. Compare e diferencie os processos dos efeitos de gargalo e efeitos fundadores.

7. De que modo a seleção estabilizadora e a seleção disruptiva poderiam afetar a magnitude da variação fenotípica entre uma geração e a próxima?

8. Qual a premissa utilizada para organizar espécies em uma árvore filogenética?

9. Diferencie microevolução de macroevolução.

10. Qual a diferença entre os processos envolvidos na especiação alopátrica e na simpátrica?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | SELEÇÃO NATURAL NOS BICOS DOS TENTILHÕES

A tabela a seguir lista as distribuições das frequências dos tamanhos dos bicos dos tentilhões, tanto antes quanto depois da seleção. Utilizando um gráfico de barras, plote as relações entre tamanho do bico e sua frequência; então, determine quanto o tamanho médio do bico mudou devido à seleção e decida qual tipo de seleção ocorreu.

TAMANHODO BICO (mm)	FREQUÊNCIAANTES DASELEÇÃO	FREQUÊNCIAAPÓS ASELEÇÃO	*R*
10,0	0,00	0,00	
10,2	0,00	0,00	
10,4	0,02	0,00	
10,6	0,04	0,00	

10,8	0,08	0,00	
11,0	0,16	0,00	
11,2	0,20	0,00	
11,4	0,20	0,00	
11,6	0,16	0,02	
11,8	0,08	0,04	
12,0	0,04	0,08	
12,2	0,02	0,16	
12,4	0,00	0,20	
12,6	0,00	0,20	
12,8	0,00	0,16	
13,0	0,00	0,08	
13,2	0,00	0,04	
13,4	0,00	0,02	
13,6	0,00	0,00	
13,8	0,00	0,00	

*N.R.T.: No Brasil, a medicação é fornecida gratuitamente pelo Ministério da Saúde.

CAPÍTULO 8

Histórias de Vida

Salmão-prateado. Esses salmões, da Enseada *Prince William*, no Alasca, migram dos rios para o oceano, onde vivem por vários anos antes de retornarem ao seu rio de origem para se reproduzirem e morrerem. (Fotografia de ©Thomas C. Kline, Jr.)

Viver, Reproduzir e Morrer

O salmão-prateado (*Oncorhynchus kisutch*) é um lindo peixe que vive uma vida dramática; ele deposita seus ovos em rios que desembocam no oceano Pacífico Norte, desde a Califórnia para o Alasca e para o leste da Rússia. Os alevinos vivem da energia do saco vitelino por várias semanas, e então começam a se alimentar de pequenas presas. Após crescerem no rio por um ano, o peixe nada para o oceano, onde continua a se alimentar e a crescer por 1 a 3 anos. Quando estão prontos para reprodução, migram de volta ao mesmo rio onde eclodiram. As fêmeas fazem ninhos no fundo do rio, onde depositam seus ovos, que serão então fertilizados pelo esperma dos machos. Logo após se reproduzirem pela primeira vez, tanto o macho quanto a fêmea do salmão rapidamente perdem as forças e a capacidade fisiológica e morrem.

O salmão-prateado é apenas uma das muitas espécies de salmão que vivem na América do Norte; cada uma tem uma estratégia reprodutiva única. Diversas das espécies mais próximas, incluindo o salmão-rei (*O. tshawytscha*) e o salmão-vermelho (*O. nerka*), também migram para o mar como juvenis, retornam para um único evento reprodutivo e morrem. Membros de outras espécies como a truta-arco-íris reproduzem-se várias vezes durante suas vidas; algumas populações (conhecidas como truta-arco-íris residentes) não migram para o oceano, permanecendo nos rios de água doce. Outras

populações de truta-arco-íris (comumente conhecidas como "cabeças-de-aço") migram para o mar e retornam aos rios para a reprodução, de modo muito semelhante ao salmão-prateado; no entanto, diferentemente do salmão-prateado, estas migram várias vezes e se reproduzem todas as vezes que retornam aos rios.

> **"Logo após se reproduzirem pela primeira vez, tanto o macho quanto a fêmea do salmão rapidamente perdem as forças e a capacidade fisiológica e morrem."**

Os pesquisadores têm procurado por padrões nas estratégias de reprodução de diferentes espécies de salmão. Quando examinaram as características reprodutivas de 12 espécies da América do Norte, verificaram que as maiores produzem mais e ovos com tamanho maior, e que uma fração maior do seu peso corporal é composta de gônadas. Quando os pesquisadores normalizaram as diferenças para tamanho corporal entre as espécies de salmão, descobriram que, para um determinado tamanho de corpo, há uma compensação entre a quantidade de ovos que uma fêmea pode carregar e o tamanho desses ovos. Uma fêmea que tentasse produzir mais ovos somente poderia ter sucesso se cada ovo fosse menor. Ovos menores produzem filhotes de menor tamanho, que são menos competitivos por alimentos e mais suscetíveis a predadores. Por outro lado, ovos maiores contêm mais reservas nutritivas, possibilitando que o filhote ecloda com tamanho maior; assim, tal característica torna os alevinos mais bem-sucedidos na competição por alimento e menos vulneráveis aos predadores.

Uma das diferenças mais perceptíveis ocorre entre as espécies que se reproduzem uma única vez, em comparação com aquelas que se reproduzem várias vezes. Em média, os salmões que se reproduzem uma só vez têm corpos maiores quando adultos e ovos maiores que os salmões que se reproduzem várias vezes. Corpos maiores possibilitam nado mais eficiente, o que é importante para aquelas espécies que migram para longas distâncias. Com base nesses atributos e mudanças ao longo da história evolutiva, parece que corpos e ovos maiores foram passos evolutivos fundamentais, o que aumentou a sobrevivência da progênie o bastante para favorecer a estratégia incomum de se reproduzir uma única vez e morrer em seguida.

A história do salmão destaca a ampla variedade de estratégias reprodutivas que existe nos organismos. O ato de examinar padrões de estratégias reprodutivas entre as espécies e as forças seletivas sofridas nas espécies na natureza nos auxilia a começar a entender o motivo de espécies diferentes terem desenvolvido estratégias específicas. Como veremos neste capítulo, os organismos desenvolveram uma ampla variedade de estratégias alternativas para o crescimento, desenvolvimento e reprodução como resultado de compensações de aptidão.

Fontes: Crespi PBJ, R Teo, Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes, *Evolution* 2002; 56: 1008-1020.
Fleming IA. Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1998; 55: 59-76.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os atributos da história de vida representam a cronologia da vida de um organismo.
- Os atributos da história de vida são moldados por compensações.
- Os organismos diferem no número de vezes que se reproduzem, mas, por fim, tornam-se senescentes.
- As histórias de vida são sensíveis às condições ambientais.

Como vimos nos capítulos anteriores, os organismos geralmente são bem-adaptados às condições de seus ambientes. Seus formatos e funções são influenciados por fatores físicos e biológicos. Analogamente, as estratégias que os organismos desenvolveram para maturação sexual, reprodução e longevidade também são moldadas pela seleção natural. Neste capítulo, vamos explorar o amplo conjunto de estratégias que as espécies desenvolveram e as compensações entre os diferentes atributos.

Os atributos da história de vida representam a cronologia da vida de um organismo

A cronologia de crescimento, desenvolvimento, reprodução e sobrevivência de um organismo consiste no que os ecólogos chamam de **história de vida** do organismo. Como é possível ver na Figura 8.1, a história de vida de um organismo inclui os atributos relacionados com o nascimento ou eclosão da prole. Essas características incluem o tempo necessário para alcançar a maturidade sexual; a **fecundidade** – o número de filhotes produzido por episódio reprodutivo; a **paridade** – o número de episódios de reprodução; o **investimento parental** – a quantidade de tempo e energia dedicada à prole; e a **longevidade** ou **expectativa de vida** – a duração de vida de um organismo. Essencialmente, os atributos da história de vida descrevem a estratégia de um organismo para obter aptidão evolutiva ao longo de sua vida. Além disso, esses atributos representam o efeito combinado de muitas adaptações morfológicas, comportamentais e fisiológicas dos organismos, todas

interagindo com as condições ambientais para afetar a sobrevivência, o crescimento e a reprodução. Nesta seção, vamos explorar a ampla variedade de atributos de vida que existe na natureza, e como eles estão geralmente organizados em estratégias que possibilitam que os organismos persistam sob diferentes condições ecológicas.

História de vida A cronologia de crescimento, desenvolvimento, reprodução e sobrevivência de um organismo.

Fecundidade O número de filhotes produzido por um organismo a cada episódio reprodutivo.

Paridade O número de episódios reprodutivos que um organismo experimenta.

Investimento parental A quantidade de tempo e energia que os pais dedicam aos filhotes.

Longevidade O tempo de vida de um organismo; também *conhecido como* expectativa de vida.

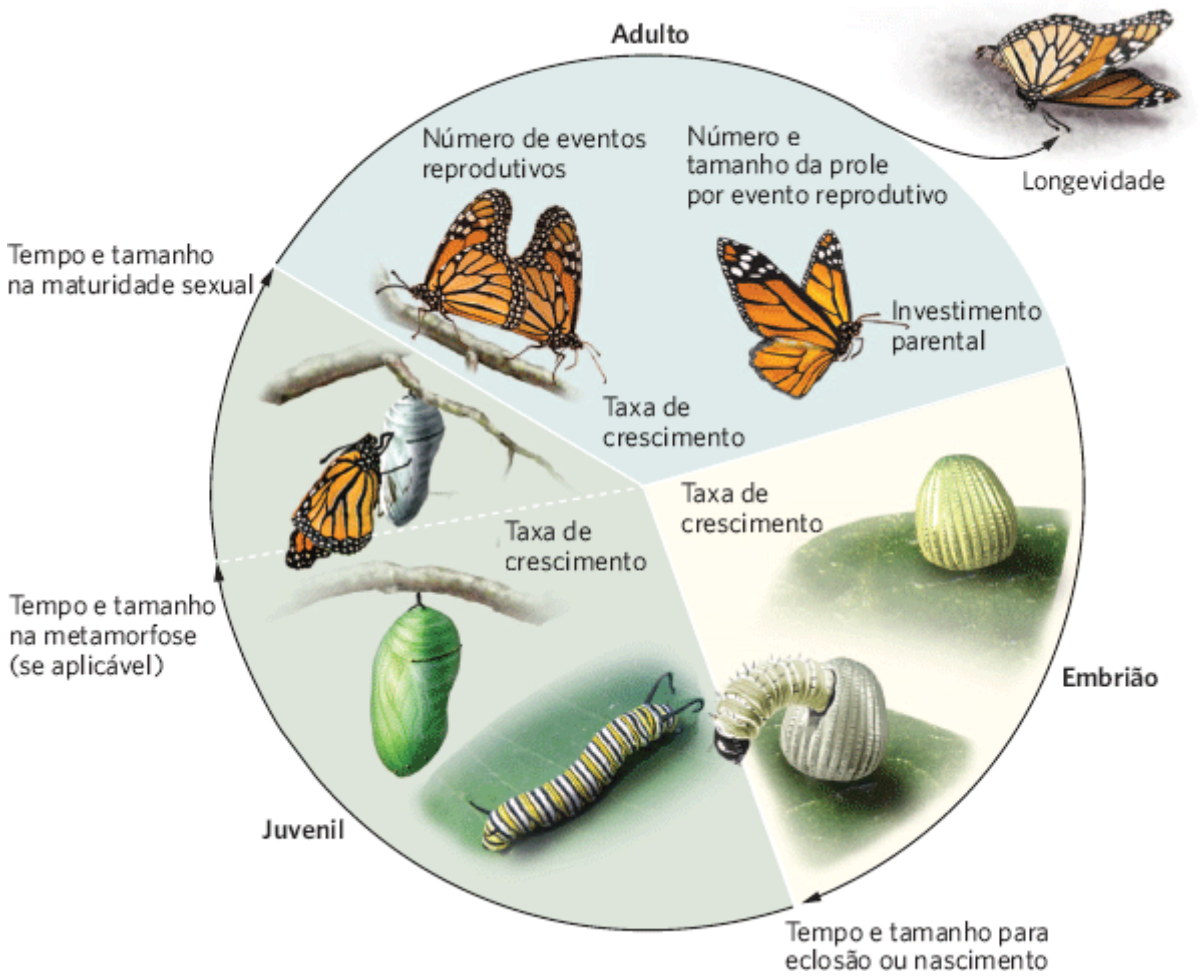


Figura 8.1 Os atributos da história de vida. A cronologia da vida de um organismo tem início com o embrião. Ele eclode ou nasce com tamanho e em tempo específicos. Durante o estágio juvenil subsequente, o organismo cresce e, por fim, torna-se um adulto maduro sexualmente. Para alcançar tal estágio, muitas espécies devem primeiramente passar por uma metamorfose. Os adultos podem então se reproduzir em um ou mais eventos reprodutivos com um nível específico de fecundidade, investimento parental e longevidade. Em todos os estágios, as espécies alcançam um tamanho específico e determinada probabilidade de sobreviver até o próximo estágio.

O CONTÍNUO LENTO-RÁPIDO DE HISTÓRIA DE VIDA

Os atributos da história de vida variam amplamente entre as espécies e as populações de uma mesma espécie. A história de vida de um organismo representa uma solução para o problema de alocar tempo e recursos limitados para alcançar o sucesso reprodutivo máximo. Um fato marcante sobre o sucesso reprodutivo existente é que o resultado é quase sempre o mesmo. Em média, somente um dos filhotes que um indivíduo produz sobrevive até se reproduzir. Em resumo, cada indivíduo apenas substitui a si mesmo; se não fosse assim, as populações diminuiriam até a extinção (devido à falha dos indivíduos em se substituir) ou elas aumentariam continuamente.

O modo que os organismos crescem e produzem filhotes varia muito. Uma fêmea de salmão-vermelho, após nadar até 5.000 km a partir de sua área de forrageamento no oceano Pacífico até a foz de um rio costeiro na Colúmbia Britânica, ainda enfrenta uma jornada rio acima de 1.000 km até a sua área de desova. Lá, ela deposita milhares de ovos e morre em

seguida, com seu corpo esgotado pelo esforço. Uma fêmea de elefante africano dá à luz a um único filhote em intervalos de vários anos, dedicando um cuidado intenso a seu filhote até que ele esteja maduro e grande o bastante para se defender por conta própria no mundo dos elefantes. Os tordos, um grupo de aves que inclui o tordo-americano (*Turdus migratorius*), começam a se reproduzir quando alcançam 1 ano de idade, podendo ocorrer várias posturas de ovos por ano, com cada ninhada contendo três ou quatro filhotes. Os tordos adultos raramente vivem mais que 3 ou 4 anos. Por outro lado, os painhos (*storm petrel*) – aves marinhas com o tamanho aproximado dos tordos – não iniciam sua reprodução até alcançar 4 ou 5 anos de idade e, então, criam um único filhote por ano. Eles podem viver por 30 ou 40 anos. Essa ampla variação nos atributos da história de vida entre as espécies atraiu o interesse dos pesquisadores, que desejavam compreender as condições ecológicas que favorecem respostas evolutivas tão diferentes.

Duas considerações podem ser feitas sobre essa variação. Primeiro, os atributos da história de vida geralmente variam de modo consistente em relação ao modo de vida, *habitat* ou condições ambientais (p. ex., o tamanho de semente costuma ser maior nas árvores que nas gramíneas). Segundo, a variação em um atributo da história de vida está geralmente correlacionada com uma variação em outros atributos (p. ex., o número de filhotes gerados em um único evento reprodutivo frequentemente está correlacionado negativamente com o tamanho dos filhotes). Como resultado, as variações em muitos atributos podem ser organizadas ao longo de um intervalo de valores contínuos.

Podemos denominar um extremo como a ponta "lenta" do espectro. Nesse extremo, os organismos, tais como elefantes, albatrozes, tartarugas gigantes e carvalhos, necessitam de um longo tempo para alcançar a maturidade sexual. Eles costumam ter vidas longas, um pequeno número de filhotes e alto investimento parental em energia dedicado à prole, como o cuidado parental, a quantidade de vitelo em um ovo ou a quantidade de energia armazenada em uma semente. No extremo "rápido" do espectro, estão os organismos como as moscas-de-frutas e as pequenas plantas herbáceas, que apresentam períodos curtos para a maturidade sexual, um grande número de filhotes, pouco investimento parental e curta duração de vida.

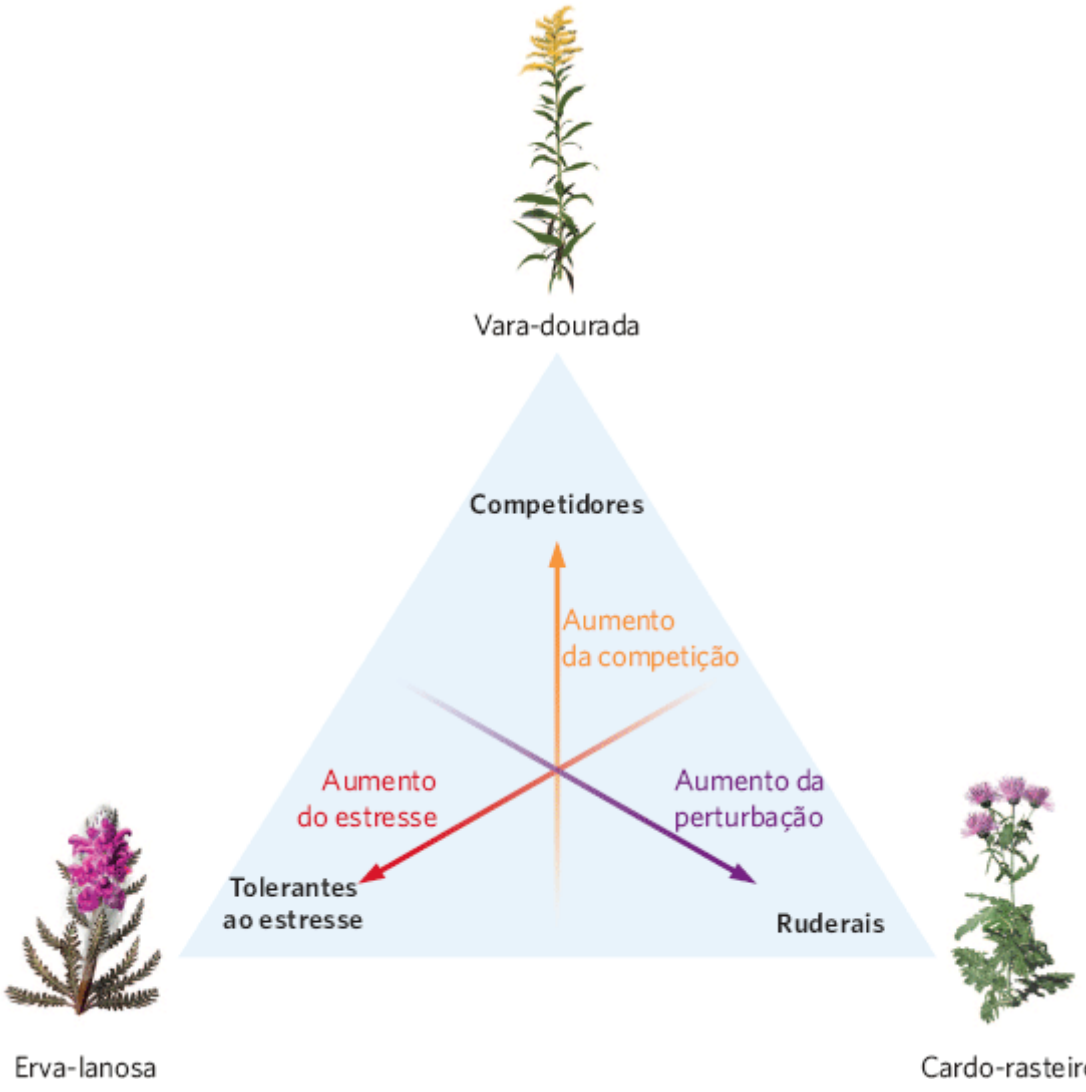


Figura 8.2 Combinações de atributos da história de vida nas plantas. As plantas enfrentam os desafios ambientais de competição, perturbação e estresse. As espécies de plantas que vivem em cada condição ambiental extrema desenvolveram

conjuntos de atributos da história de vida que as tornam bem adaptadas a tais ambientes. (Dados de J.P. Grime, *Plant Strategies and Vegetation Processes* [Wiley, 1979]).

COMBINAÇÕES DE ATRIBUTOS DAS HISTÓRIAS DE VIDA EM PLANTAS

O ecólogo inglês J. Philip Grime conceituou a relação entre os atributos da história de vida e as condições ambientais no formato de um triângulo, com cada vértice representando uma condição extrema. Como mostrado na Figura 8.2, as condições ambientais que ele considerou foram: estresse, competição e frequência de perturbação. Grime propôs que as plantas que vivem nos extremos desses três eixos tinham combinações de atributos que poderiam ser categorizadas como *tolerantes ao estresse*, *competidoras* ou *ruderais*. A Tabela 8.1 lista algumas das principais diferenças nas estratégias das três plantas.

Como seu nome sugere, tolerantes ao estresse vivem sob condições ambientais extremas, tais como baixa disponibilidade de água, temperaturas muito frias ou concentrações salinas altas. Por exemplo, as plantas que vivem no bioma tundra, como a erva-lanosa (*Pedicularis dasyantha*), são tipicamente pequenas herbáceas que vivem por muitos anos, crescem bem devagar e alcançam a maturidade sexual relativamente tarde na vida. De modo semelhante, muitas plantas que vivem no deserto, como os cactos, são tolerantes ao estresse porque podem sobreviver por longos períodos em temperaturas altas e sem precipitação. Devido ao fato de que crescer a partir de uma semente é algo muito difícil em ambientes tão estressantes, elas dedicam pouco de sua energia às sementes. Em vez disso, dependem da *reprodução vegetativa,* que é um tipo de reprodução assexuada na qual as plantas se desenvolvem a partir de raízes e caules de plantas já existentes.

Tabela 8.1 Os atributos da história de vida das plantas dos extremos ambientais de estresse, competição e distúrbio.

ATRIBUTOS DA HISTÓRIA DE VIDA	Tolerantes ao estresse	Competidoras	Ruderais
Taxa de crescimento potencial	Lento	Rápido	Rápido
Idade de maturidade sexual	Tardia	Precoce	Precoce
Proporção de energia usada para formar sementes	Pequena	Pequena	Alta
Importância da reprodução vegetativa	Frequentemente importante	Geralmente importante	Raramente importante

Quando as condições para o crescimento da planta são menos estressantes, as plantas podem desenvolver atributos que se encaixam em um contínuo que vai de competidoras até ruderais. Com uma frequência de perturbação e estresse baixos, há mais competição. As competidoras podem crescer relativamente rápido, alcançar maturidade sexual mais cedo e dedicar uma pequena proporção de sua energia para a produção de sementes, pois geralmente se espalham por reprodução vegetativa. Além disso, também tendem a crescer mais e apresentar maior longevidade. Nas florestas, a maioria das espécies arbóreas encaixa-se na categoria de competidoras. Em campos abandonados, um competidor forte é o grupo de plantas herbáceas altas conhecidas como "varas-douradas" (golden rods).

No outro vértice do triângulo, com baixo estresse e alta frequência de perturbação, estão as ruderais. Essas plantas colonizam manchas perturbadas de *habitats*, exibindo crescimento rápido, maturação precoce e usam uma proporção alta de sua energia para formar as sementes. As ruderais incluem muitas plantas que poderiam ser chamadas "ervas daninhas" em um jardim, como o dente-de-leão (*Taraxacum officinale*), a ambrósia comum (*Ambrosia artemisiifolia*) e o cardo-rasteiro (*Cirsium arvense*). Caracteristicamente, as ruderais têm sementes que se dispersam com facilidade, e podem persistir no ambiente por muitos anos enquanto esperam pelas condições ambientais favoráveis. Esse conjunto de atributos possibilita às ruderais se reproduzirem e dispersarem suas sementes rapidamente para outros locais perturbados.

Os atributos da história de vida são moldados por compensações

Se considerarmos os diversos tipos de atributos da história de vida, pareceria que um organismo poderia ter uma aptidão muito alta se pudesse crescer com rapidez, alcançar maturidade sexual precocemente, reproduzir-se a altas taxas e ter uma vida longa. No entanto, nenhum organismo tem os melhores de todos esses atributos, o que destaca o fato de eles serem

obrigados a fazer escolhas chamadas compensações. Quando um atributo da história de vida é favorecido, isso impede a obtenção das vantagens de outro atributo. Em alguns casos, há restrições físicas como o tamanho do útero de um mamífero, que impõe um limite ao volume total da prole que pode ser gerada por vez. Assim, uma fêmea pode produzir diversos filhotes pequenos ou poucos filhotes grandes, mas não muitos filhotes grandes. Em outros casos, a compensação reflete o conteúdo genético do organismo. Uma vez que alguns genes apresentam múltiplos efeitos, a seleção que favorece genes para um atributo pode ocasionar alterações em outros atributos. Por exemplo, na arabeta (*Arabidopsis thaliana*), a seleção artificial para florescimento precoce também causa a redução da produção de sementes. Em outros casos, ainda, as compensações são o resultado da alocação de uma quantidade finita de tempo, energia ou nutrientes. Determinado o número expressivo de atributos da história de vida, há muitas compensações potenciais. Nesta seção, será discutido o *princípio de alocação*, com destaque a algumas das compensações mais comuns que foram observadas.

PRINCÍPIO DE ALOCAÇÃO

Em geral, os organismos dispõem de tempo, energia e nutrientes limitados. De acordo com o **princípio de alocação**, quando tais recursos são direcionados para uma estrutura corporal, função fisiológica ou comportamento, eles não podem ser alocados para outro. Em consequência, a seleção natural favorecerá os indivíduos que alocam seus recursos de modo a alcançar máxima aptidão.

A seleção dos atributos da história de vida pode ser complexa, pois quando um atributo é alterado, ele geralmente influencia diversos componentes da sobrevivência e da reprodução. Portanto, a evolução de um atributo específico somente pode ser compreendida considerando o conjunto inteiro das consequências. Por exemplo, um aumento no número de sementes que um carvalho produz pode contribuir para maior aptidão. Contudo, se um número maior de sementes é produzido pela redução do tamanho de cada uma, e se sementes menores apresentam menor sobrevivência, então, a produção de mais sementes poderia afetar negativamente a aptidão total da árvore. Nesse caso, para alcançar um resultado que maximize a aptidão total, a evolução deve favorecer uma estratégia que equilibre o número de sementes com a sua sobrevivência.

A partir de um ponto de vista evolutivo, os indivíduos existem para produzir o maior número possível de progênie de sucesso. Realizar tal tarefa, no entanto, envolve muitos problemas de alocação, incluindo o momento de maturidade sexual, o número de filhotes por vez e a quantidade de cuidado parental para conceder à prole. Uma história de vida otimizada é aquela que resolve conflitos entre as demandas competitivas de sobrevivência e a reprodução, para a máxima vantagem do indivíduo em termos de aptidão. Apesar de acreditar-se amplamente que as compensações limitam as histórias de vida, colocá-las em exposição mostrou-se uma tarefa difícil. Em alguns casos, as compensações podem ser comprovadas apenas por meio de manipulações experimentais.

NÚMERO VERSUS TAMANHO DOS FILHOTES

A maioria dos organismos enfrenta uma escolha entre o número e o tamanho de filhotes que podem produzir em cada evento reprodutivo. Assim como nos mamíferos, o número de filhotes em qualquer gravidez somente pode aumentar se o tamanho de cada filhote individualmente diminuir. A compensação entre o número e o tamanho dos filhotes em um determinado evento reprodutivo também pode ser limitada pela energia e pelos nutrientes. Um exemplo disso pode ser visto na Figura 8.3, que ilustra a relação entre tamanho e número de sementes em plantas do gênero *Solidago*. Dentre as populações e as espécies, há uma correlação negativa, demonstrando que as plantas que produzem mais sementes também produzem sementes menores. Embora a compensação entre o número e o tamanho de filhotes possa ser observada em diversas espécies, a esperada não é observada frequentemente. Em muitos casos, enquanto o número de filhotes pode ser bastante variável entre indivíduos, o tamanho pode ser relativamente constante. Isso sugere que, muitas vezes, a seleção favorece um tamanho uniforme, talvez até ótimo, e que um indivíduo capaz de adquirir energia adicional somente pode utilizá-la para produzir números maiores de filhotes.

Princípio de alocação A observação de que quando os recursos são dedicados para uma estrutura corporal, uma função fisiológica ou um comportamento, eles não podem ser alocados para outro.

NÚMERO DE FILHOTES VERSUS CUIDADO PARENTAL

O número de filhotes produzido em um evento reprodutivo também pode ocasionar uma compensação na quantidade de cuidado parental que pode ser fornecida. À medida que o número de filhotes aumenta, os esforços dos pais para fornecer alimento e proteção irá gradativamente diminuir para cada um dos filhotes. Presumivelmente, existe um número ideal de filhotes que os pais podem gerar.

Em um estudo clássico sobre evolução de história de vida, David Lack, da Universidade de Oxford, considerou o número de filhotes gerados por aves canoras. Lack observou que as aves canoras que se reproduzem nos trópicos põem menos ovos por vez (uma média de dois ou três por ninho), em comparação com as aves que se reproduzem em latitudes maiores; as quais, dependendo da espécie, geralmente põem de quatro a dez ovos. Em 1947, ele propôs que essas estratégias reprodutivas diferentes evoluíram em resposta às diferenças entre os ambientes tropical e temperado. Lack reconheceu que as aves poderiam melhorar seu sucesso reprodutivo total ao aumentarem o número de ovos, contanto que um número maior de filhotes não cause uma redução da sobrevivência deles. Ele formulou a hipótese de que a capacidade dos pais em obter alimentos para sua prole era limitada, e que, se eles não pudessem obter o suficiente, a prole ficaria subnutrida e, assim, haveria menos chance de sobreviver. Dessa maneira, devemos esperar que os pais produzam o número de filhotes que eles possam alimentar com sucesso. Uma diferença entre os trópicos e as latitudes maiores é o número de horas de luz do dia. Lack notou que os pais em latitudes maiores tinham mais horas para obter comida para alimentar seus filhotes. Dessa maneira, assumindo que a taxa de obtenção de comida é semelhante em latitudes baixas e altas, ele formulou a hipótese de que as aves que se reproduzem em latitudes maiores poderiam criar mais filhotes que aqueles que se reproduzem em latitudes menores dos trópicos.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Coeficientes de determinação

Quando os ecólogos querem procurar por compensações entre atributos das histórias de vida, geralmente plotam um atributo contra o outro, e procuram por uma correlação negativa. Um exemplo disso foi visto no caso das sementes da "vara-dourada"; os pesquisadores usaram uma regressão para demonstrar a compensação entre o número e o tamanho das sementes. Como abordado no Capítulo 5, uma regressão é uma descrição matemática da relação entre duas variáveis. Por exemplo, os pontos dos dados que tendem a seguir uma linha reta poderiam ser mais bem descritos pelo uso de uma regressão linear representada pela seguinte equação:

$$Y = mX + b$$

em que X e Y são variáveis medidas, m é a inclinação (coeficiente angular) – que é negativa no caso da "vara-dourada" – e b é a interseção com o eixo dos Y (coeficiente linear).

Embora essa equação mostre como uma variável está associada à outra, ela não informa quão fortemente estão relacionadas. Por exemplo, seria de grande valia saber se os pontos dos dados se ajustam junto à reta ou se afastam dela. É possível responder a essa questão usando um conceito estatístico conhecido como *coeficiente de determinação*. O **coeficiente de determinação**, abreviado como R^2, é um índice que nos informa quão bem os dados se ajustam a uma reta. Os valores podem variar de 0 a 1, com o "0" indicando um ajustamento insuficiente dos dados, e "1" indicando um ajustamento perfeito. Em termos de compensações, valores maiores de R^2 indicam que a variação em um atributo da história de vida explica grande parte da variação em outro.

Considere o seguinte conjunto de dados hipotéticos para sementes de plantas, com a mesma relação linear entre a massa e o número de sementes, conforme determinado pela equação:

Número de sementes = (−4 × massa da semente) + 24

MASSA DA SEMENTE (g)	NÚMERO DE SEMENTES PARA POPULAÇÃO A	NÚMERO DE SEMENTES PARA POPULAÇÃO B	NÚMERO DE SEMENTES PARA POPULAÇÃO C
1	21	22	24
1	19	18	16
3	13	14	16
3	11	10	8
5	5	6	7
5	3	2	1
	$\bar{Y} = 12$	$\bar{Y} = 12$	$\bar{Y} = 12$

Para cada conjunto de dados, é possível plotar as relações e incluir a reta de regressão, como mostrado nos gráficos adiante.

Para calcular o R^2, primeiramente é preciso calcular a média dos valores de Y que, para todas as populações, é o número médio de sementes de 12. Além disso, é necessário determinar os números de sementes esperadas se os dados se ajustassem perfeitamente à reta. Usando a equação da reta e os dados citados para massa das sementes, os seis números de sementes esperados são 20, 20, 12, 12, 4 e 4.

Coeficiente de determinação (R^2) Um índice que nos informa quão bem os dados se ajustam a uma reta.

Em seguida, calcula-se *a soma total dos quadrados*, que é a soma dos quadrados das diferenças entre cada número observado de sementes (y_i) e o número médio de sementes ($\overline{Y}$):

$$\sum (y_i - \overline{Y})^2$$

Então, deve-se calcular a *soma dos quadrados dos erros,* que é o somatório dos quadrados das diferenças entre cada número esperado de sementes (f_i) e o número de sementes observado (y_i):

$$\sum (y_i - f_i)^2$$

Finalmente, pode-se calcular o valor de R^2 da seguinte maneira:

$$R^2 = 1 - \left(\frac{\sum (y_i - f_i)^2}{\sum (y_i - \overline{Y})^2} \right)$$

Para a população A, é possível calcular o valor de R^2 da seguinte maneira:

$$R^2 = 1 - \left(\frac{(21-20)^2 + (19-20)^2 + (13-12)^2 + (11-12)^2 + (5-4)^2 + (3-4)^2}{(21-12)^2 + (19-12)^2 + (13-12)^2 + (11-12)^2 + (5-12)^2 + (3-12)^2} \right) =$$

$$1 - \left(\frac{6}{262} \right) = 0{,}98$$

EXERCÍCIO Usando as fórmulas anteriores, calcule o R^2 para as populações B e C. Com base em seus três valores de R^2, qual conjunto de dados se ajusta melhor à reta de regressão? Qual população fornece a você a maior confiança de que há uma relação negativa entre o tamanho e o número de sementes?

Lack formulou três pontos importantes. Primeiro, ele afirmou que os atributos da história de vida, como o número de ovos depositados em um ninho, não apenas contribuem para o sucesso reprodutivo como também influenciam a aptidão evolutiva. Segundo, ele demonstrou que as histórias de vida variam de modo consistente em relação aos fatores ambientais, como a quantidade de horas de luz disponível para obtenção de alimentos para os filhotes. Tal observação sugeriu que os atributos da história de vida são moldados pela seleção natural. Terceiro, ele formulou a hipótese de que o número de filhotes que os pais podem criar com sucesso é limitado pelo suprimento de alimentos. Para testar tal ideia, é possível adicionar ovos a ninhos para criar números artificialmente altos de filhotes. De acordo com a hipótese de Lack, os pais não devem ser capazes de criar ninhadas mais numerosas, pois não podem obter o alimento adicional requerido.

Tais experimentos foram conduzidos diversas vezes durante as últimas décadas, e a hipótese de Lack tem sido normalmente sustentada. Por exemplo, a pega-rabuda- europeia (*Pica pica*) normalmente deposita sete ovos em seu ninho. Para determinar se essa é a estratégia mais otimizada para a pega, os pesquisadores manipularam o número de ovos nos seus ninhos ao remover um ou dois ovos de vários deles e adicioná-los em outros. Para controlar essa perturbação, também trocaram ovos entre os ninhos sem mudar sua quantidade. Os pesquisadores, então, aguardaram para ver quantos filhotes poderiam ser criados até o estágio de emplumados, quando a prole pode deixar o ninho. Como mostrado na Figura 8.4, as pegas que tiveram menos ou mais de sete ovos acabaram por produzir menos aves emplumadas. Os ninhos que tiveram ovos removidos produziram menos emplumados, pois começaram com menos filhotes. Em contraste, os ninhos com ovos adicionados geraram menos emplumados, porque os filhotes tiveram que compartilhar o alimento com um número maior de irmãos. Essa competição entre os filhotes fez com que eles crescessem mais lentamente e sofressem taxas de mortalidade mais altas, uma vez que os pais não eram capazes de alimentar tantos filhotes. Como Lack previu, o número de ovos que a pega produz maximiza o número de filhotes que ela pode criar com sucesso.

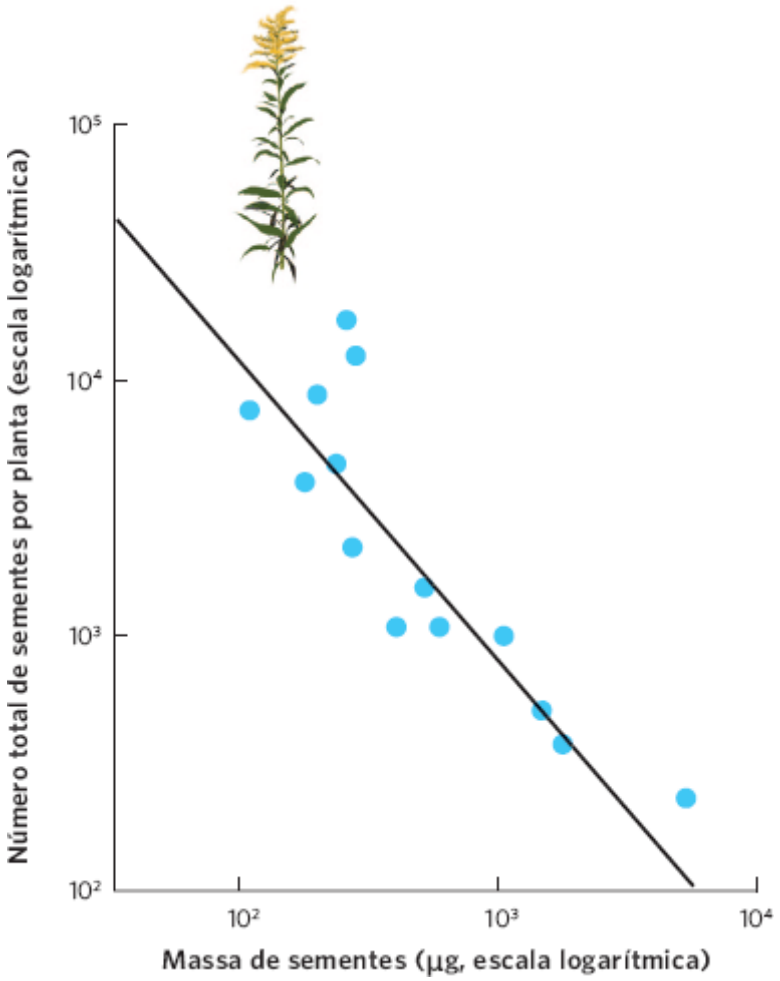


Figura 8.3 Número versus tamanho dos filhotes. Dentre 14 populações e espécies da planta "varas-douradas", indivíduos que produzem mais sementes também produzem sementes menores, demonstrando que uma compensação existe entre os dois atributos das duas histórias de vida. (Dados de Werner PA, Platt WJ. Ecological relationships of cooccurring goldenrods (Solidago: Compositae), *The American Naturalist* 110 (1976): 959-971.)

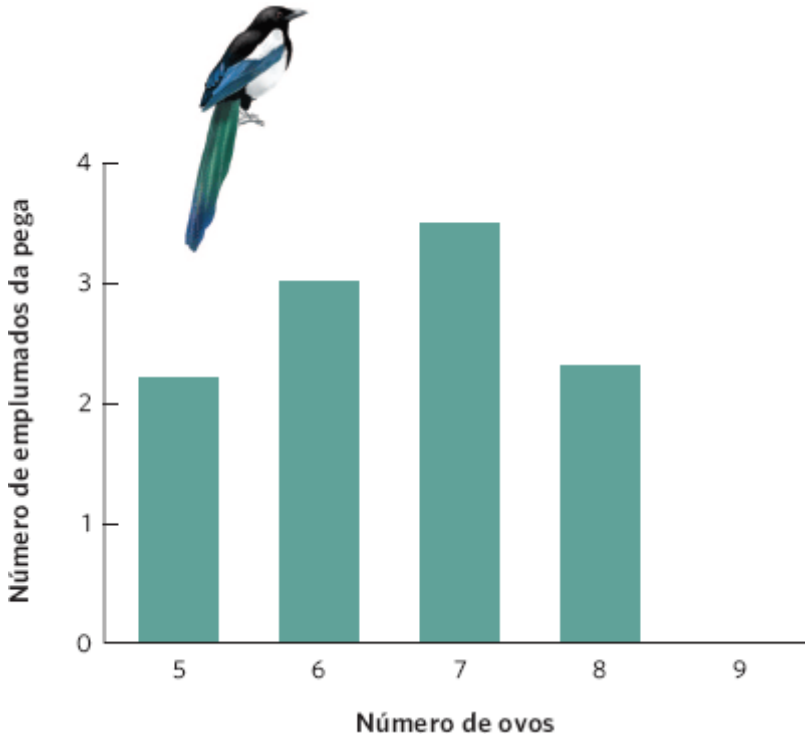


Figura 8.4 Manipulando o número de ovos em um ninho. Na pega-rabuda-europeia, os adultos geralmente depositam sete ovos. Quando os pesquisadores removeram ou adicionaram um ou dois ovos, o número de filhotes que sobreviveram até a fase emplumada declinou. Isso sugere que o número típico de ovos postos pode ser o número ótimo para a pega. (Dados de Högstedt G. Evolution of clutch size in birds: Adaptive variation in relation to territory quality, *Science* 210 (1980): 1148-1150.)

FECUNDIDADE E CUIDADO PARENTAL VERSUS SOBREVIVÊNCIA PARENTAL

Vimos como a adição de ovos aos ninhos de aves aumentou a competição entre os filhotes pelo alimento que os pais traziam. Consequentemente, pais com proles de tamanho intermediário têm a maior aptidão. Algumas vezes, no entanto, ter mais bocas para alimentar estimula os pais a se esforçarem mais na busca por alimentos para seus filhotes. Nesse caso, uma ninhada acrescida artificialmente poderia resultar em maior sucesso reprodutivo a curto prazo. Contudo, o esforço parental adicional pode impor um custo aos pais que afete sua aptidão subsequente.

Os peneireiros-vulgares (*Falco tinnunculus*) constituem um exemplo de compensação entre fecundidade e sobrevivência parental. Os peneireiros são pequenos falcões que se alimentam de ratos-toupeiras e musaranhos capturados em campos abertos. Enquanto o forrageamento requer alta taxa de consumo de energia, esses pequenos mamíferos são tão abundantes, que os casais de peneireiros normalmente podem capturar presas suficientes para alimentar sua ninhada em poucas horas a cada dia. Os peneireiros põem uma média de cinco ovos por ninhada. Em um estudo, quando os filhotes tinham aproximadamente 1 semana de idade, as ninhadas em uma amostra de ninhos foram submetidas de uma a três manipulações: os investigadores removeram dois filhotes de um ninho, trocaram filhotes entre os ninhos sem alterar seu número, ou adicionaram dois filhotes a um ninho. Os pesquisadores esperavam que, nos pais das ninhadas artificialmente alteradas, sua quantidade de energia gasta fosse alterada ao procurar por alimentos para os filhotes.

Enquanto os pais com menos ovos tiveram, ao final, menos filhotes no estágio emplumado que o grupo controle, os pais com ovos adicionais tiveram mais filhotes emplumados, como mostrado na Figura 8.5. No entanto, apesar dos esforços de caça adicionais de seus pais, os filhotes das ninhadas mais numerosas eram pouco subnutridos, e apenas 81% sobreviveram até o estágio emplumado, em comparação com a sobrevivência de 98% nos ninhos de controle e naqueles com ovos removidos. Consequentemente, o esforço de caça extra para alimentar os dois filhotes adicionais forneceu aos pais apenas 0,8 filhote a mais, e tal ganho pode ter sido diminuído pelas mortes posteriores de alguns dos emplumados subnutridos. Além disso, os esforços de caça adicionais causaram uma sobrevivência menor daqueles adultos até a próxima estação de reprodução. Isso significa que o aumento da quantidade da prole proporciona benefícios decrescentes aos pais em relação ao número de filhotes que sobrevivem. Simultaneamente, causa uma mortalidade adulta maior, visto que os pais precisam gastar mais energia garantindo alimentos. Em algum momento, os ganhos obtidos pelo aumento da reprodução atual (que requer grande aumento de cuidado parental) são neutralizados pela maior mortalidade adulta, que reduz a chance de reprodução futura.

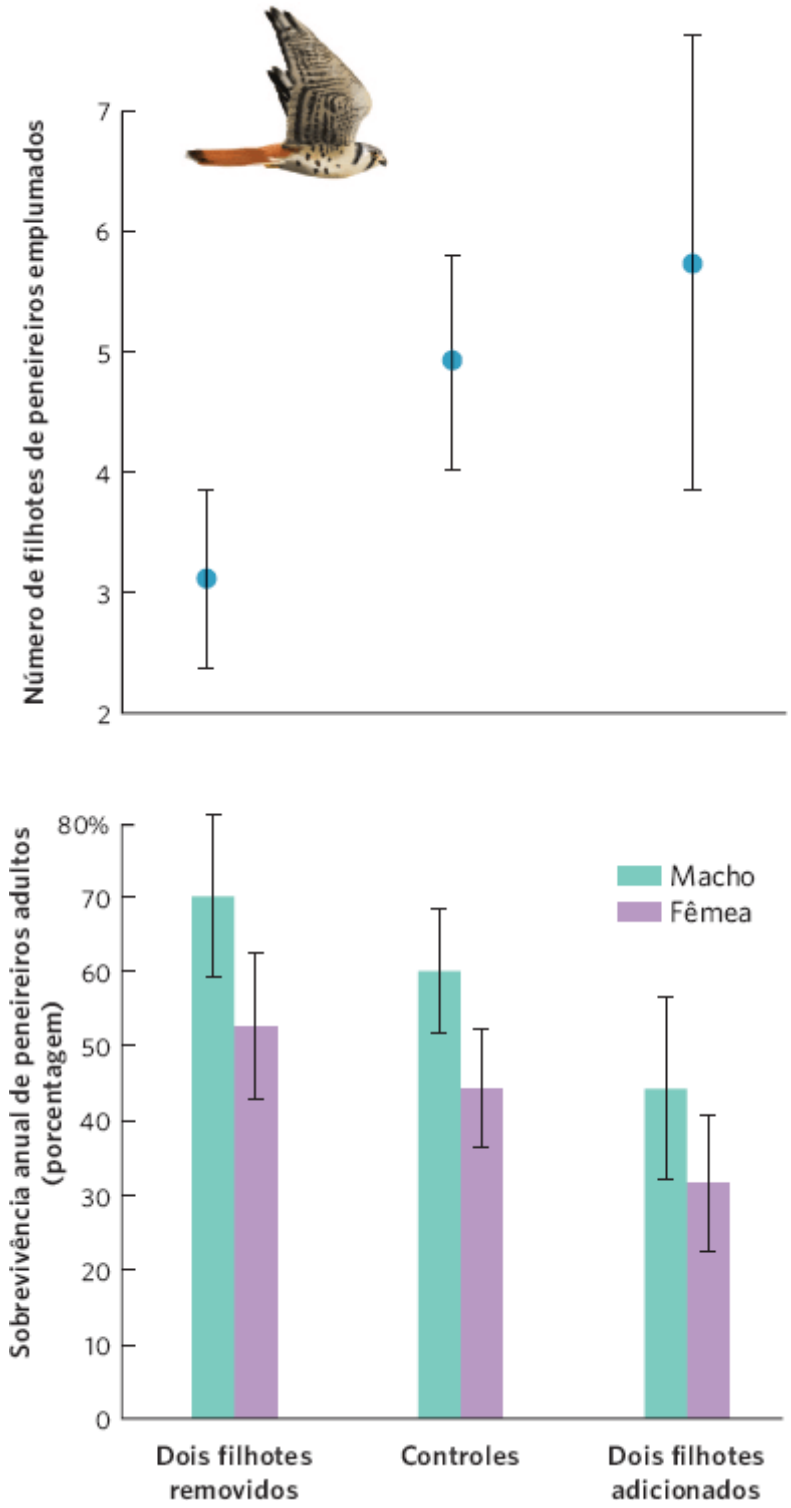


Figura 8.5 Cuidado parental versus sobrevivência parental. Quando pesquisadores removeram ovos dos ninhos dos peneireiros, menos filhotes tornaram-se emplumados, mas os pais apresentaram maior sobrevivência. As barras de erro são desvios padrões. Quando ovos foram adicionados ao ninho, mais filhotes tornaram-se emplumados, porém ao custo da menor sobrevivência enfrentada pelos pais. As barras de erro são erros padrões. (Dados de Dijkstra C *et al.*, Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parental survival, *Journal of Animal Ecology* 59 (1990): 269-286.)

CRESCIMENTO VERSUS IDADE DE MATURIDADE SEXUAL E TEMPO DE VIDA

Em geral, os organismos também se deparam com uma compensação entre a alocação de suas energias para o crescimento ou para a reprodução. Na maioria das espécies de aves e mamíferos, as fêmeas crescem até um tamanho específico antes de começarem a se reproduzir. Contudo, uma vez que tenham iniciado a reprodução, elas não crescem mais – fenômeno conhecido como **crescimento determinado**. Por outro lado, diversas plantas e invertebrados, assim como vários peixes, répteis e anfíbios, não apresentam um tamanho adulto característico. Em vez disso, continuam a crescer após iniciar a reprodução – fenômeno conhecido como **crescimento indeterminado**. O crescimento indeterminado geralmente ocorre a uma taxa decrescente ao longo do tempo.

Seja o crescimento de uma espécie determinado ou indeterminado, a característica chave moldando a compensação entre crescimento e reprodução é que as fêmeas maiores comumente produzem mais filhotes. Uma vez que a produção de filhotes

e o crescimento utilizam as mesmas fontes de energia e nutrientes assimilados, o aumento da fecundidade durante 1 ano ocorre ao custo de crescimento futuro nesse período. Além disso, para indivíduos com crescimento indeterminado, o crescimento reduzido em um ano pode causar a redução da fecundidade nos anos subsequentes. Um organismo com longa expectativa de vida deve favorecer o crescimento em vez da fecundidade durante os anos iniciais de sua vida. Em contraste, organismos com curta expectativa de vida devem alocar seus recursos em uma produção antecipada de ovos, em vez de adiar a reprodução e crescer mais. Essas previsões podem ser testadas ao examinarmos as relações entre esses atributos da história de vida em muitas espécies diferentes, e conduzirmos experimentos de manipulação nas espécies na natureza.

Comparações entre espécies

Ao observar muitas espécies diferentes, vemos que organismos de vida longa normalmente começam a se reproduzir tardiamente em relação àqueles de vida curta. Por que isso ocorre? Se um organismo tiver um tempo de vida longo e se o atraso da maturidade possibilitar ao organismo crescer mais e produzir mais filhotes por ano após o início da reprodução, a seleção natural irá favorecer uma idade de maturidade mais avançada nesses organismos. Uma análise de centenas de populações e espécies de animais ilustra essa relação. Como é possível ver na Figura 8.6, à medida que a idade de maturidade sexual avança, ocorre um aumento associado do número de anos que um animal vai conseguir sobreviver após alcançar a maturidade sexual. Adicionalmente, grupos taxonômicos distintos se ajustam a diferentes retas de regressão. Para as espécies cujas expectativas de vida são de 2 anos após a maturidade sexual, aves e mamíferos apresentam os menores tempos para maturidade sexual; enquanto répteis, peixes e camarões, os maiores. Isso reflete o fato de que os animais endotérmicos podem crescer mais rapidamente que os ectotérmicos. Dentre as espécies com idade de maturidade de 1 ano, as aves apresentam as maiores expectativas de vida após a maturidade sexual. Isso reflete o risco geralmente menor de predação para as aves em virtude de sua capacidade de voar.

Crescimento determinado Um padrão de crescimento no qual um indivíduo cessa seu crescimento após o início da reprodução.

Crescimento indeterminado Um padrão de crescimento no qual um indivíduo continua a crescer após o início da reprodução.

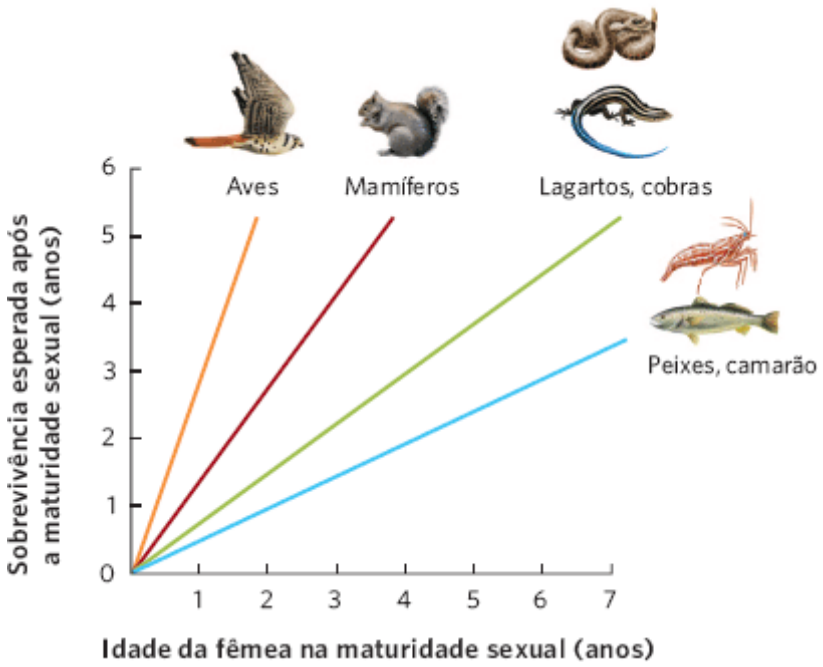


Figura 8.6 Idade de maturidade sexual versus tempo de vida. Utilizando centenas de diferentes populações e espécies, pode-se observar que grupos diferentes de animais apresentam relações distintas entre esses dois atributos da história de vida. (Dados de Charnov EL, Berrigan D. Dimensionless numbers and life history evolution: Age of maturity *versus* the adult life span, *Evolutionary Ecology* 4 (1990): 273-275.)

Experimentos de manipulação

Outra maneira de examinar as compensações entre crescimento, idade de maturidade e duração de vida é conduzir um experimento de manipulação. O peixe *guppy* de Trinidad (*Poecilia reticulata*), por exemplo, vive nos córregos de Trinidad, uma grande ilha ao sul do mar do Caribe. Nos cursos inferiores desses rios, eles convivem com um número de espécies de peixes predatórios incluindo o ciclídeo (*Crenicichla alta*), que caça os *guppy* adultos, e o pequeno *killifish* (*Rivulus hartii*), que caça principalmente filhotes de *guppys*. Em decorrência dessa predação, esses *guppys* apresentam curta expectativa de

vida; contudo, em altitudes maiores, onde são capazes de subir várias pequenas quedas de água, eles vivem em um ambiente relativamente livre de predadores e apresentam expectativas de vida mais longas. A Figura 8.7 mostra os atributos da história de vida das populações de *guppy*. Nas populações que enfrentam alto risco de predação e tempo de vida curto, os machos maturam em tamanhos menores. As fêmeas alocam maior proporção de sua massa corporal para a reprodução e produzem mais filhotes, que, por sua vez, são menores. Como previsto, pesquisadores descobriram que o oposto também é verdadeiro para as populações nas regiões livres de predadores acima das quedas de água: os machos maturaram em tamanhos maiores e as fêmeas alocaram menor proporção de sua massa corporal para reprodução, e geraram menos, porém maiores, filhotes.

Os pesquisadores conduziram, então, um experimento de manipulação para testar a hipótese de que o aumento da mortalidade por predação era, na verdade, a causa das estratégias de história de vida alteradas das populações locais do *guppy*. Eles transferiram predadores dos cursos inferiores dos rios para as áreas acima das quedas de água, em que os predadores historicamente não existiam. Em poucas gerações, as histórias de vida das populações a montante das quedas de água tornaram-se semelhantes às populações nos cursos inferiores. Essa descoberta não apenas confirmou as ideias básicas sobre a otimização dos padrões de histórias de vida, como também demonstrou a força da predação como força seletiva na evolução.

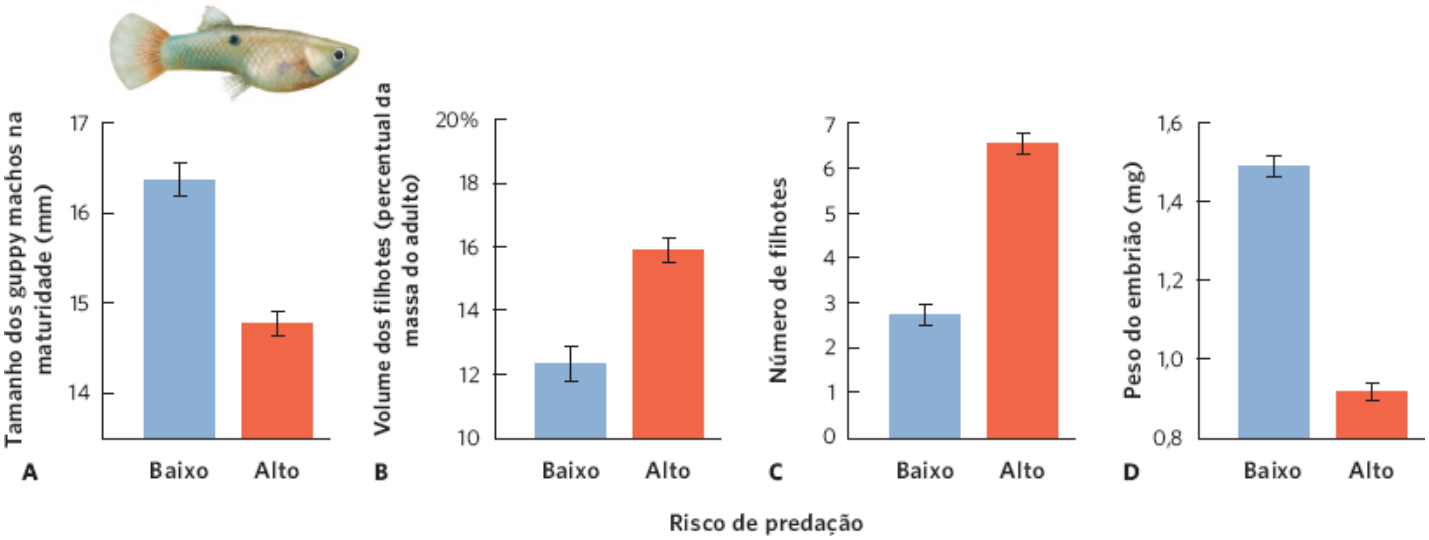


Figura 8.7 Estratégias alternativas de história de vida dos guppy em Trinidad. As populações de *guppy* nos cursos de água com alto risco de predação têm vida mais curta, e aquelas em cursos de água com baixo risco de predação têm vida mais longa. Em resposta a essa diferença em longevidade, os peixes que vivem em ambientes com predadores evoluíram para **A** maturar como machos menores, **B** alocar maior fração de energia à prole, **C** gerar mais filhotes e **D** produzir filhotes menores. As barras de erro representam desvios padrões. (Dados de Reznick DN *et al.*, Life history evolution in guppys (*Poecilia reticulata: Poeciliidae*). 4. Convergence in life history phenotypes, *American Naturalist* 147 (1996): 319-338.)

Os organismos diferem no número de vezes que se reproduzem, mas, por fim, tornam-se senescentes

O número de vezes que um indivíduo se reproduz durante a sua vida varia bastante entre as espécies. Contudo, em quase todas as espécies, os indivíduos acabam por sofrer um declínio na condição corporal, seguido de morte. Nas espécies que se reproduzem apenas uma vez, o declínio fisiológico e a morte se seguem rapidamente; nas espécies que se reproduzem diversas vezes, o declínio fisiológico ocorre mais gradualmente. Uma exceção interessante é o caso das bactérias, nas quais os indivíduos nem sempre morrem. Em vez disso, elas sofrem fissão, pela qual um organismo unicelular se divide em duas células-filhas. Nesta seção, vamos examinar as estratégias de história de vida de reprodução única *versus* vários eventos de reprodução e investigar as causas do declínio gradual na fisiologia.

SEMELPARIDADE E ITEROPARIDADE

Os organismos podem evoluir para se reproduzirem apenas uma vez (fenômeno conhecido como **semelparidade**) ou múltiplas vezes durante vida (fenômeno conhecido como **iteroparidade**). Semelparidade e iteroparidade não são dados que informam se a história de vida de um organismo é **anual**, o que significa um ciclo de vida de 1 ano, ou **perene**, referindo-se a um ciclo de vida maior que 1 ano. Por exemplo, os organismos que vivem por apenas 1 ano podem realizar mais de um episódio reprodutivo, ou até mesmo uma reprodução contínua prolongada, durante esse período. A iteroparidade é comum nas histórias de vida, e ocorre na maioria das espécies de aves, mamíferos, répteis e anfíbios. A semelparidade é

relativamente rara nos vertebrados, mas ocorre em insetos e em muitas espécies de plantas. Por exemplo, a semelparidade é uma história de vida comum das plantas cultivadas, como trigo e milho.

Bambus, agaves e iúca

Embora a maioria dos organismos semélparos seja de vida curta, os mais conhecidos casos de plantas ocorrem nos bambus e agaves de vida longa, dois grupos bem diferentes. A maioria dos bambus é uma planta de clima tropical ou temperado quente, e geralmente forma densas moitas. A reprodução dos bambus não parece demandar preparativos ou recursos substanciais, como no exemplo do salmão. Contudo, os bambus provavelmente têm poucas oportunidades de sucesso na germinação das sementes. Uma vez que um bambu se estabelece em um *habitat* perturbado, ele se espalha durante anos por crescimento vegetativo, formando continuamente novos ramos, até que o *habitat* no qual ele germinou esteja densamente povoado com os seus brotos (Figura 8.8A).

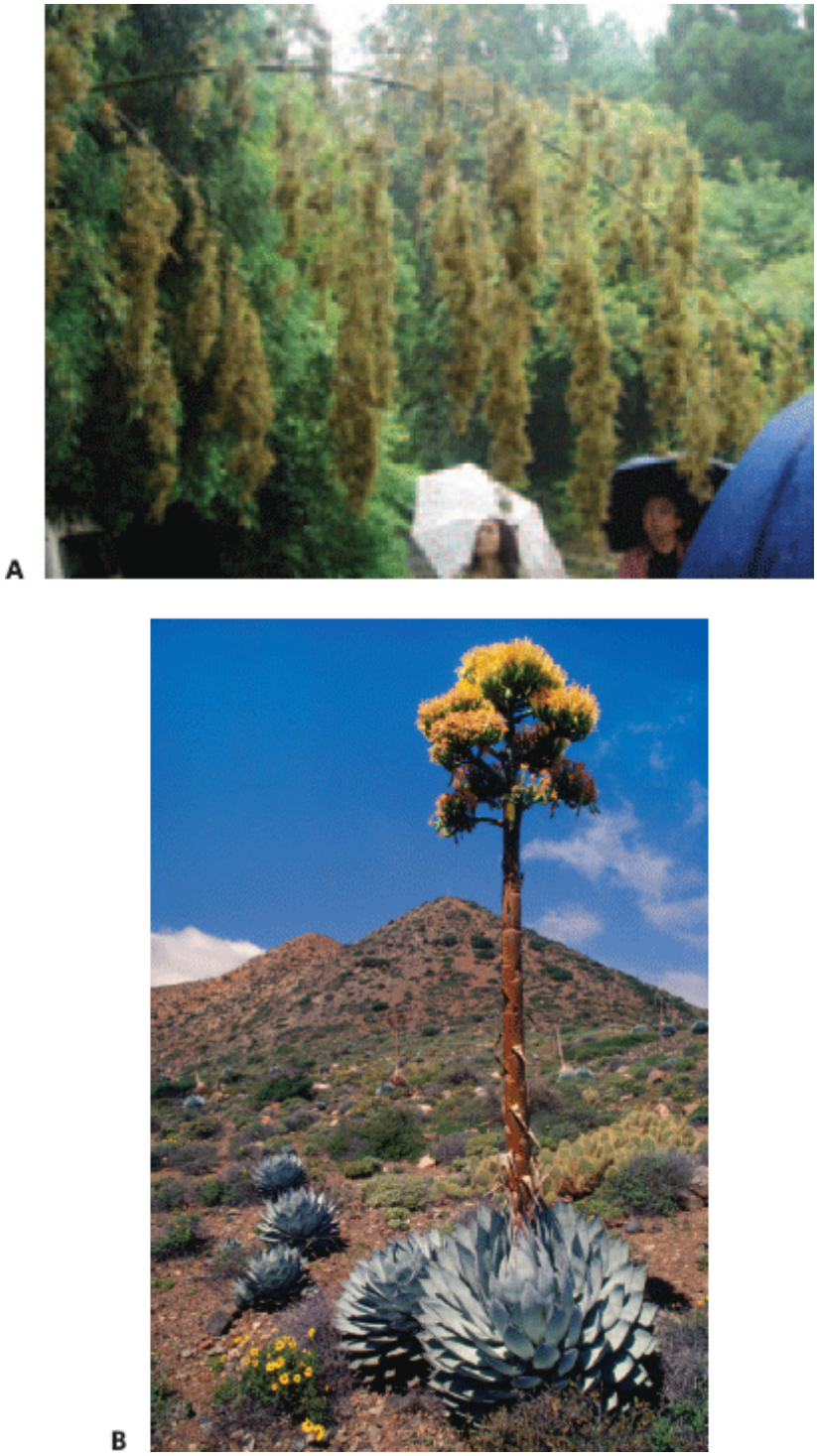


Figura 8.8 Plantas semélparas. **A** Bambus e **B** agaves são dois grupos de plantas que vivem por muitos anos, se reproduzem uma vez e então morrem. Os bambus em floração são de uma localidade de Kyoto, Japão; o agave em floração é de Baja Califórnia. (Fotografias de (A) Joi Ito; (B) Frans Lanting/National Geographic Stock.)

Em muitas espécies de bambu, a reprodução é altamente sincronizada em grandes áreas, de modo que todo indivíduo produza flores e sementes no mesmo ano. Após a reprodução, o futuro de toda a população está no banco de sementes. A

reprodução sincronizada pode facilitar a fertilização nesse grupo de plantas polinizadas pelo vento, e também pode sobrepujar os predadores de sementes, que não são capazes de consumir um banco de sementes tão grande. Algumas espécies de bambu, como o bambu-chinês (*Phyllostachys bambusoides*), têm um ciclo de 120 anos de germinação, crescimento e, então, formação de flores e sementes.

Semelparidade Quando os organismos se reproduzem apenas uma vez durante a vida.

Iteroparidade Quando os organismos se reproduzem múltiplas vezes durante a vida.

Anual Um organismo com duração de vida de 1 ano.

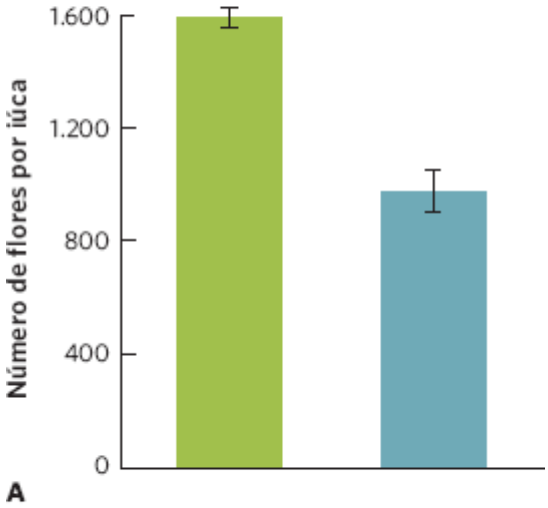
Perene Um organismo com duração de vida de mais de 1 ano.

Diferentemente dos bambus, a maioria dos agaves vive em climas áridos, com precipitação esparsa e aleatória. Distribuindo-se do sudoeste dos EUA e por toda a América Central, os agaves crescem como uma roseta de folhas por vários anos, sendo que a duração do crescimento varia entre as espécies. Quando a planta está pronta para se reproduzir, ela forma uma enorme haste de inflorescência que produz grande quantidade de sementes (Figura 8.8B). O crescimento da haste é tão rápido que não pode ser totalmente abastecido por sua própria fotossíntese e a assimilação de água pelas raízes. Em vez disso, nutrientes e água necessários para o seu crescimento são drenados das folhas, que morrem logo após a formação das sementes.

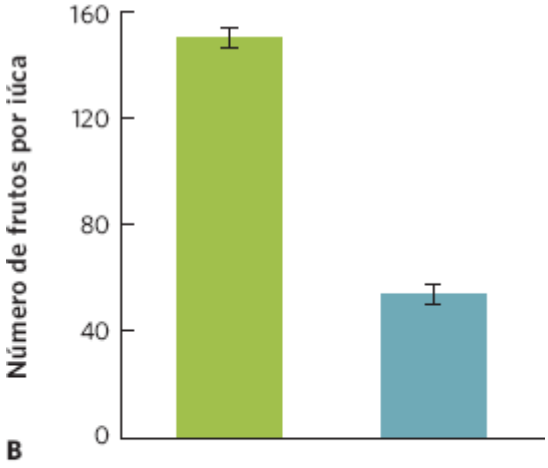
As plantas da iúca são parentes próximos dos agaves. Embora a maioria das iúcas seja iteróparas, algumas não são. Por exemplo, na Califórnia, a espécie *Yucca whipplei* apresenta tanto indivíduos iteróparos quanto semélparos. Os pesquisadores compararam os dois grupos – conhecidos como variedades – em relação à produção total de flores, frutos e sementes ao longo do ciclo de vida dessas plantas. Os resultados desse estudo são mostrados na Figura 8.9.

Comparada com a variedade iterópara, a semélpara produziu quase o dobro de flores e três vezes mais frutos. A variedade semélpara também formou sementes com maior chance de germinação que a variedade das iteróparas. A variedade iterópara pode se reproduzir precocemente e por várias vezes; a semélpara, que leva mais tempo para se reproduzir, pode gerar mais prole. Tais diferenças em suas estratégias podem estar relacionadas com os *habitat*s nos quais os dois tipos de indivíduos vivem. Os indivíduos semélparos vivem em *habitat*s que apresentam maior precipitação anual e são propensos a fogo, o que pode favorecer uma estratégia de um único e grande esforço reprodutivo antes que outro incêndio aconteça. Os indivíduos iteróparos vivem ao longo dos limites do deserto de Mojave, onde o acesso à água é muito mais limitado e há uma chance menor de incêndio. Esse *habitat* favorece uma estratégia de múltiplos eventos reprodutivos ao longo do tempo, com muitas reproduções durante os anos de alta precipitação.

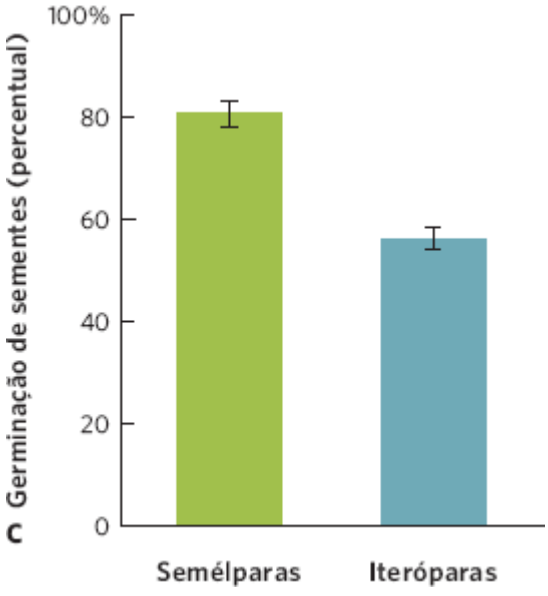
Ao considerar todas as plantas e animais que realizam a semelparidade, é possível ver que ela parece surgir quando há uma quantidade maciça de energia exigida para reprodução, como as longas migrações de salmões e a formação de hastes gigantes de inflorescências de agaves e iúcas. Essas demandas enormes de energia dificultam a sobrevivência dos indivíduos após o evento reprodutivo.


Número de flores por iúca
1.600
1.200
800
400
0

A


Número de frutos por iúca
160
120
80
40
0

B


Germinação de sementes (percentual)
100%
80
60
40
20
0
Semélparas
Iteróparas

C

Figura 8.9 lúcas semélparas e iteróparas. Na espécie *Yucca whipplei*, algumas variedades são semélparas e outras, iteróparas. Ao longo de sua vida, a variedade semélpara produz **A** mais flores, **B** mais frutos e **C** maior percentual de sementes que germinam. As barras de erro são médias ± 1 erro padrão. (Dados de Huxman TE, Loik ME. Reproductive patterns of two varieties of *Yucca whipplei* (Liliaceae) with different life histories, *International Journal of Plant Sciences* 158 (1997): 778-784.)

Figura 8.10 Cigarras periódicas. As cigarras de 13 e 17 anos são insetos semélparos. Elas passam muitos anos sob a terra, emergem como adultos para a reprodução e morrem logo depois. Aqui está a fotografia da cigarra-faraó (*Magicicada septendecim*), uma espécie de cigarra de 17 anos. (Fotografia de ARS Information Staff.)

Cigarras

Um dos mais notáveis casos de semelparidade em animais é o ciclo de vida das cigarras periódicas (Figura 8.10). As cigarras passam a primeira parte de suas vidas sob a terra, onde obtêm nutrientes do xilema das raízes das plantas e, após algum tempo, emergem como adultas. Seus cantos de acasalamento nas árvores podem ser ouvidos nos dias de verão em muitas partes do Hemisfério Norte. Algumas espécies de cigarras apresentam ciclos de vida anuais, enquanto outras passam vários anos sob o solo, com uma fração delas emergindo a cada verão. As cigarras periódicas, contudo, são diferentes; elas vivem como ninfas sob a terra por 13 ou 17 anos e, então, emergem do solo em sincronismo para acasalamento. A emergência da cigarra periódica é marcada pelo barulho quase ensurdecedor à medida que os machos atraem as fêmeas durante seu breve período de acasalamento. O ciclo de vida longo fornece às larvas tempo para crescer até a fase adulta com uma dieta de baixa qualidade nutricional. O sincronismo é provavelmente um mecanismo para superar predadores em potencial. A maioria dos indivíduos, que ocasionalmente falham em emergir em sincronismo e saem um ano antes ou depois, é apanhada por predadores, atraídos pelos altos chamados de acasalamento.

Os cientistas há muito se questionavam como as cigarras periódicas sabem quando emergir do solo. Eles especularam que as cigarras poderiam contar os anos pelo aquecimento e esfriamento do solo, ou pelos ciclos fisiológicos de seus hospedeiros. Pesquisadores conduziram um experimento inteligente, criando cigarras periódicas de 17 anos em pessegueiros, que haviam sido artificialmente selecionados para perder suas folhas e florescer duas vezes ao ano. As cigarras emergiram após a passagem de 17 períodos de frutificação, em vez de 17 anos, demonstrando que são sensíveis aos ciclos reprodutivos de seus hospedeiros em vez das mudanças físicas anuais em seus ambientes. Ainda permanece um mistério o modo como elas contaram até 17.

SENESCÊNCIA

Alguns organismos semélparos de vida longa morrem imediatamente após a reprodução. No entanto, organismos iteróparos passam por uma deterioração gradual de seu funcionamento fisiológico ao longo da vida. Isso leva ao declínio gradual na fecundidade com aumento na probabilidade de mortalidade, um fenômeno conhecido como **senescência**. Os humanos são um exemplo de organismo que sofre senescência. A maioria das funções fisiológicas nos seres humanos diminui entre 30 e

85 anos; por exemplo, a taxa de condução pelos nervos e o metabolismo basal diminuem de 15 a 20%; o volume de sangue circulando pelos rins sofre redução de 55 a 60%; e a capacidade respiratória máxima diminui de 60 a 65%. Ao longo do tempo, a função do sistema imunológico e de outros mecanismos de reparação também declina. A partir de dados da população dos EUA em 2007, a Figura 8.11 mostra que a incidência de morte por câncer e doenças cardiovasculares aumenta acentuadamente com a idade. Defeitos de nascença nos filhos e a infertilidade também ocorrem com maior prevalência em mulheres após 30 anos de idade e a fertilidade diminui drasticamente em homens após 60 anos.

Senescência Um declínio gradual na fecundidade e aumento na probabilidade de mortalidade.

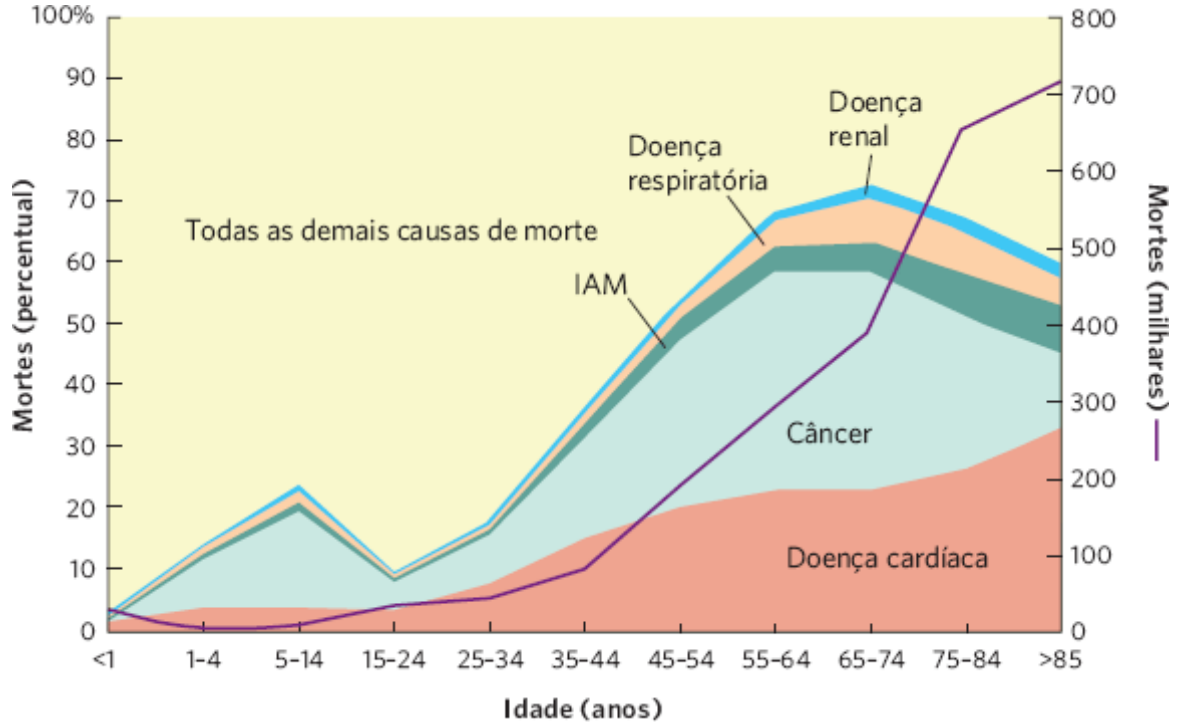


Figura 8.11 Senescência. Ao longo da vida, os humanos sofrem o declínio gradual do funcionamento fisiológico e aumento de câncer e doenças cardiovasculares; estas contribuem para um aumento na probabilidade de morte. IAM 5 infarto agudo do miocárdio. (Dados de Xu J et al. 2007. *National Vital Statistics Reports. Deaths: Final Data for 2007*. U.S Department of Health and Human Services, Centers for Disease Control and Prevention, National Center for Health Statistics.)

Se a manutenção de uma alta sobrevivência e reprodução aumentaria a aptidão de um indivíduo em qualquer idade, por que a senescência existe? Estudos sobre o envelhecimento em diversos animais demonstram que a senescência é uma consequência inevitável do desgaste natural. É impossível construir um corpo que não irá se desgastar em última instância, assim como não é possível construir um automóvel que não sofrerá desgastes. A senescência poderia simplesmente refletir o acúmulo de defeitos moleculares que não são reparados. Por exemplo, a radiação ultravioleta e as formas altamente reativas de oxigênio quebram ligações químicas, as macromoléculas são desativadas e as mutações de DNA se acumulam. Contudo, esse desgaste não pode ser a única explicação para os padrões de envelhecimento, pois a longevidade máxima varia bastante até mesmo entre espécies de tamanho e fisiologia semelhantes. Por exemplo, muitos pequenos morcegos insetívoros vivem de 10 a 20 anos em cativeiro, enquanto camundongos de tamanho parecido raramente vivem além de 3 a 5 anos.

A taxa de desgaste pode ser modificada por diversos mecanismos fisiológicos capazes de evitar ou reparar os danos. Uma grande diferença entre grupos que diferem fortemente na duração de vida são os mecanismos celulares para redução da produção de formas altamente reativas de oxigênio para reparar tanto DNA quanto moléculas proteicas danificados. Aparentemente, isso está mais bem desenvolvido nas espécies de animais de vida longa que nos seus parentes de vida curta. Uma vez que tais mecanismos estão sob controle genético, eles podem ser modificados pela evolução. Os mecanismos de prevenção e reparo demandam investimentos de tempo, energia, nutrientes e tecidos. Assim, a alocação de recursos para esses mecanismos depende da expectativa de vida do indivíduo. Quando uma população apresenta pequena taxa de sobrevivência, a seleção deve favorecer melhoramentos no sucesso reprodutivo em idades precoces, e a seleção para atraso da senescência deve ser fraca. Em uma população com taxa de sobrevivência alta, a seleção para atraso na senescência deve ser forte.

Essa previsão é consistente com observações de populações naturais; por exemplo, uma vez que morcegos e aves podem voar para escapar de predadores, eles levam vidas mais seguras que os roedores de tamanho semelhante. Como

resultado, os tempos de vida máximos potenciais de aves e morcegos são muito maiores que os dos roedores. O painho, uma pequena ave marinha, apresenta tamanho corporal e taxa metabólica semelhantes aos de muitos roedores; contudo, ele pode viver mais de 40 anos, enquanto um roedor pode viver apenas 1 ou 2 anos. Devido aos seus tempos de vida maiores, aves e morcegos envelhecem mais devagar que os roedores de tamanho similar.

As histórias de vida são sensíveis às condições ambientais

Como já visto no Capítulo 4, diversas características exibem flexibilidade ou plasticidade, em resposta a diferentes condições ambientais, e os atributos das histórias de vida não são exceções. Como resultado, os pesquisadores continuam a descobrir uma gama fascinante de atributos das histórias de vida, que podem ser alterados por mudanças nas condições ambientais.

ESTÍMULOS PARA MUDANÇA

Muitos eventos na história de vida de um organismo são cronometrados para que haja sincronia com alterações ambientais sazonais. A sincronização correta é essencial, de modo que o comportamento e a fisiologia se ajustem a um meio ambiente em mudança. Por exemplo, as plantas com flores devem florescer quando os polinizadores estiverem presentes, e a maioria das aves deve se reproduzir quando houver abundância de comida para alimentar os filhotes. Para ajustar corretamente esses períodos, os organismos fazem uso de vários sinais ambientais indiretos.

Praticamente todos os organismos percebem a quantidade de luz que ocorre a cada dia, conhecido como **fotoperíodo**. Muitos são capazes de distinguir se o fotoperíodo está ficando mais curto ou mais longo. Em uma única espécie, as populações podem ser expostas a diversas condições ambientais; cada população desenvolve uma resposta específica ao fotoperíodo dentro de seu ambiente (p. ex., considere a gramínea *sideoats* [*Bouteloua curtipendula*]). As populações do sul que vivem a 30º N florescem no outono, em resposta a um fotoperíodo de 13 h por dia; por outro lado, as populações do norte que vivem a 47º N florescem no verão, em resposta ao fotoperíodo que excede 16 h por dia.

Outro exemplo ocorre nas pulgas-de-água do gênero *Daphnia*. Em Michigan, elas entram em diapausa no meio de setembro, quando o fotoperíodo diminui para menos de 12 h de luz do solar. No entanto, espécies aparentadas do Alasca entram em diapausa no meio de agosto, quando o fotoperíodo diminui para menos de 20 h de luz. As pulgas-de-água nunca veem dias de 20 h em Michigan, mas as do Alasca pereceriam no frio se esperassem por dias com 12 h antes de entrarem em diapausa. A partir disso, vê-se que o estímulo crítico para esses organismos é a alteração das condições ambientais associadas a um fotoperíodo específico. A sensibilidade dos indivíduos para esses sinais foi ajustada pela seleção natural, para que a resposta do indivíduo a um sinal ambiental seja bem correspondida com a condição ambiental.

OS EFEITOS DE RECURSOS

Muitos tipos de organismos passam por mudanças de histórias de vida dramáticas ao longo do seu desenvolvimento. Umas das alterações mais notáveis é o processo de metamorfose no qual a larva torna-se um organismo juvenil ou adulto. A metamorfose pode ser observada em muitas espécies de insetos e anfíbios, como na transformação de girino para sapo. Os organismos que passam por metamorfose apresentam um intervalo de tempo grande disponível para isso. As condições ambientais que influenciam o momento adequado incluem o total de recursos disponíveis, a temperatura e a presença de inimigos.

Vamos considerar as diferentes opções para o momento da metamorfose, observando as duas curvas de crescimento na Figura 8.12. Essas curvas representam a mudança na massa de uma "perereca-de-árvore" (*barking tree frog* [*Hyla gratiosa*]), que cresceu sob condições de baixa ou alta disponibilidade de alimentos. Em qualquer dia durante o início de sua vida até então, os indivíduos que cresceram sob condições de alta disponibilidade de alimentos obtiveram massa maior que os que cresceram com baixa disponibilidade de alimentos. À medida que o tempo avança, um indivíduo com acesso a muita comida consegue passar pela metamorfose com massa relativamente grande e pouca idade. Um indivíduo com acesso a pouca comida não consegue alcançar a mesma combinação de massa e idade, mas ele pode seguir várias estratégias alternativas. Ele poderia esperar para amadurecer quando alcançasse a mesma massa que os indivíduos desenvolvidos com muito alimento, embora ele levasse mais tempo para alcançar aquela massa e adiar a reprodução poderia reduzir sua aptidão. De modo alternativo, ele poderia sofrer metamorfose na mesma idade que os indivíduos com abundância de alimentos, ainda que ele esteja significativamente menor. A desvantagem dessa estratégia é que um tamanho menor durante a metamorfose torna-o mais vulnerável à predação antes que a reprodução ocorra. Para a maioria dos organismos que sofrem metamorfose, a solução ótima costuma ser um meio-termo entre essas duas estratégias. Assim, um organismo exposto a pouco alimento geralmente sofre metamorfose com idade mais avançada e menor massa.

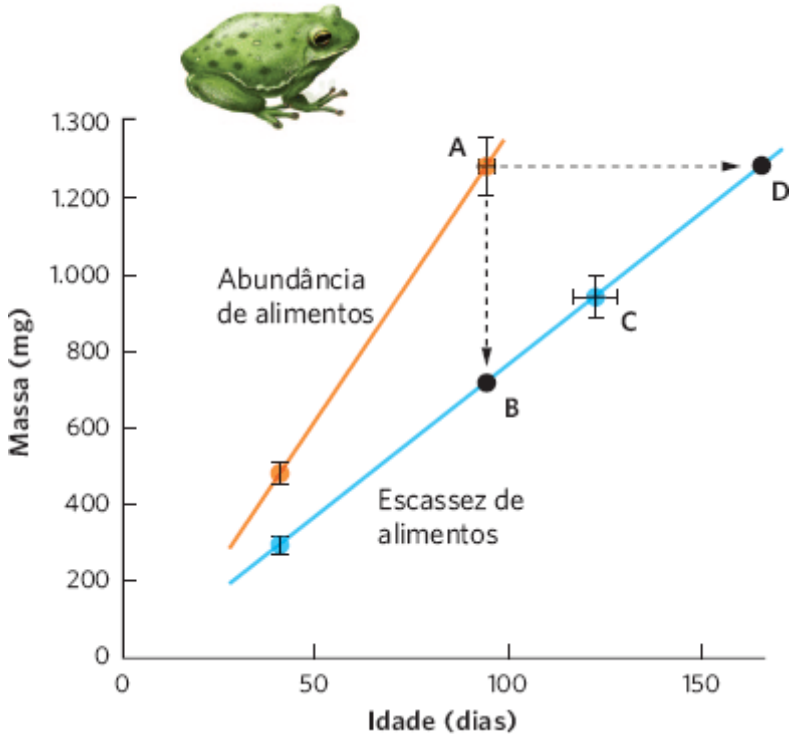


Figura 8.12 Curvas alternativas de crescimento de um organismo que passa por metamorfose. A quantidade de alimento disponível pode afetar a massa e a idade de um organismo na época de sua metamorfose. Na "perereca-de-árvore", um indivíduo que vive sob grande oferta de alimentos é capaz de realizar a metamorfose com massa maior e idade menor, representado pelo ponto A. Um indivíduo que vive em condições de baixa oferta de alimentos poderia alcançar a mesma idade na metamorfose se saísse dessa com massa menor (p. ex., no ponto B). Ele poderia alcançar a mesma massa na metamorfose se demorasse mais para realizá-la (p. ex., no ponto D). Na realidade, os girinos alcançam um meio-termo e sofrem metamorfose com massa um pouco menor e idade um pouco maior, como indicado pelo ponto C. As barras de erro são desvios padrões. (Dados de Travis J, Anuran size at metamorphosis: Experimental test of a model based on intraspecific competition, *Ecology* 65 (1984): 1155-1160.)

Fotoperíodo A quantidade de luz que ocorre diariamente.

OS EFEITOS DA PREDAÇÃO

O risco de predação é também um importante fator que pode afetar a história de vida dos organismos. Como vimos no Capítulo 4, a predação pode afetar uma grande variedade de atributos, como o tempo e o tamanho para eclosão, metamorfose e maturidade sexual. Um dos efeitos mais notáveis dos predadores é o seu impacto nos embriões de muitas espécies de organismos aquáticos. Em diversos grupos, incluindo os peixes e os anfíbios, o embrião que se desenvolve dentro de um ovo pode detectar a presença de um predador de ovos. Muitos embriões sentem os odores químicos que os predadores liberam, enquanto outros embriões podem detectar as vibrações produzidas por predadores. Quando são detectados, os embriões podem acelerar seu tempo de eclosão em uma tentativa de abandonar o ovo antes que o predador o coma. Por exemplo, a "perereca-de-olhos-vermelhos" (*Agalychis callidryas*) vive na América Central e os adultos depositam seus ovos em folhas que pairam sobre a água. Quando os embriões se desenvolvem o suficiente, eles eclodem e caem na água. No entanto, se uma "serpente-olho-de-gato" (*Leptodeira septentrionalis*) aparecer, os embriões da perereca sentem a vibração causada pela aproximação da serpente e começam a eclodir antes do usual, e caem na água para evitar a serpente (Figura 8.13). Contudo, essa resposta ocorre ao custo de eclodir com um tamanho menor, o que pode tornar os girinos mais suscetíveis aos predadores que vivem na água. Dessa maneira, quando os predadores de ovos não estão presentes, o embrião permanece mais tempo no ovo e eclode com um tamanho maior e mais seguro.

Estudos com animais que sofrem metamorfose também verificaram que os predadores geralmente desempenham um papel importante ao afetar o tamanho e a hora que a metamorfose acontece. Por exemplo, vários cursos de água de altitude do oeste do Colorado contêm trutas, um importante predador das larvas de efemérides (Família Ephemeridae), enquanto outros cursos não apresentam trutas. As larvas de efemérides que vivem em locais com trutas sofrem metamorfose com tamanho menor e emergem da água mais cedo que as efemérides nas correntes de água sem trutas. As taxas de crescimento nos dois tipos de curso de água são semelhantes, de modo que a diferença no tempo e no tamanho de metamorfose deve-se inteiramente ao risco de predação.

Os predadores também podem afetar o momento no qual os organismos alcançam a maturidade sexual. Diversas espécies de caramujos de água doce, por exemplo, enfrentam riscos maiores de predação quando são pequenos; em consequência, quando os predadores estão presentes, um caramujo tem maiores chances de sobreviver se adiar a reprodução

e usar sua energia para crescer. Uma vez que tenha crescido a um tamanho mais seguro, ele pode se reproduzir. Embora tal estratégia possa aumentar a probabilidade de sobrevivência do caramujo na presença de predadores, o custo do adiamento da maturidade sexual pode resultar em fecundidade reduzida. Contudo, uma vez que os caramujos induzidos pelos predadores iniciam sua reprodução, eles podem gerar mais ovos a cada evento reprodutivo, pois apresentam corpos maiores. Nesses casos, os caramujos podem alcançar a mesma fecundidade no total de sua vida que os caramujos que se desenvolvem sem predadores.

Figura 8.13 Eclosão precoce em resposta aos predadores. À medida que a "serpente-olho-de-gato" inicia o ataque aos ovos da "perereca-de-olhos-vermelhos", os embriões são estimulados a eclodir precocemente. Note o girino escapando do ataque da serpente aos ovos. Esta fotografia foi tirada no Parque Nacional Corcovado, na Costa Rica. (Fotografia de Karen M. Warkentin.)

OS EFEITOS DO AQUECIMENTO GLOBAL

Vimos como a história de vida dos organismos responde a diferentes condições ambientais encontradas na natureza. Contudo, nos últimos 100 anos, a atividade humana causou uma tendência de aquecimento na Terra. Em muitas regiões, a diferença na temperatura é relativamente pequena – aumento de 1°C ou 2°C; no entanto, até mesmo pequenas alterações na temperatura podem ter impacto substancial nos processos fisiológicos de um organismo. Durante a última década, os pesquisadores começaram a descobrir que o aumento nas temperaturas globais causou alterações nos momentos de reprodução de diversos animais e plantas.

Reprodução animal

Os pesquisadores interessados no efeito do aquecimento global sobre as histórias de vida dos animais têm focalizado nos momentos de reprodução de aves e anfíbios. A Figura 8.14 mostra dados compilados de 3.450 registros de ninhos da andorinha- norte-americana (*Tachycineta bicolor*), coletados de 1959 a 1991. Como é possível ver, no fim do período de 4 décadas, a data média de deposição dos ovos era 9 dias mais cedo. Além disso, os pesquisadores encontraram uma correlação negativa entre a data média de postura dos ovos e a temperatura ambiente média em maio. Ao longo de todos os anos, o aumento na temperatura de maio foi associada a datas precoces de postura de ovos. A partir disso, eles concluíram que a variação nas datas de deposição estava associada à variação na temperatura ambiente, e que o aumento das temperaturas ao longo de 4 décadas poderia, ao menos, ser parte da razão de as aves se reproduzirem mais cedo. Padrões semelhantes foram descobertos em muitas outras espécies de aves pela América do Norte e Europa.

Uma alteração nos momentos de reprodução também foi observada em diversas espécies de anfíbios. Na Grã-Bretanha, pesquisadores monitoraram três espécies de sapos e três espécies de salamandras por 17 anos. No fim desse período, verificaram que duas das três espécies de sapos monitoradas estavam se reproduzindo de 2 a 3 semanas mais cedo, e que todas as três espécies de salamandras estavam se reproduzindo de 5 a 7 semanas mais cedo também. Tais alterações nos momentos de reprodução estavam correlacionadas com as temperaturas máximas médias, que ocorreram exatamente antes da reprodução e que aumentaram ao longo desses 17 anos. Um estudo semelhante com os anfíbios da América do Norte, no entanto, não conseguiu estabelecer relação entre as alterações na temperatura máxima média ao longo do tempo e o início da reprodução. Até o presente momento, os pesquisadores não sabem o porquê de os anfíbios em regiões distintas do planeta apresentarem respostas diferentes ao aquecimento global.

Um grande *insight* para essa questão surgiu em 2012, quando pesquisadores de aves divulgaram seus resultados sobre uma população de cativeiro do chapim-real (*Parus major*). Eles criaram as aves em câmaras com temperatura controlada por um período de 3 anos, sob diferentes simulações de mudanças de temperatura. Descobriram que o início da reprodução não ocorria em resposta ao aumento da temperatura média do ambiente, mas em resposta a aumentos rápidos de temperatura ao longo de um período de vários dias na primavera. Isso é relevante, porque está previsto que a mudança do clima global não apenas causa aumento na temperatura média, mas também na duração de períodos quentes e frios. Os resultados obtidos com o chapim-real sugerem que as flutuações maiores na temperatura podem ser um sinal ambiental importante que afeta as histórias de vida de muitos organismos.

Florescimento das plantas

As plantas também são suscetíveis às mudanças de temperatura, que têm o potencial de alterar o início da produção das flores. Um dos estudos mais longos teve início no século 19, com o escritor Henry David Thoreau, mais conhecido por ter passado 1 ano em uma pequena cabana no Lago Walden em Concórdia, Massachusetts, e por seus inúmeros trabalhos sobre o mundo natural. Thoreau coletou dados de mais de 500 espécies de plantas com flores em Concórdia. Entre 1852 e 1858, ele anotou as datas nas quais cada espécie começou a produzir flores.

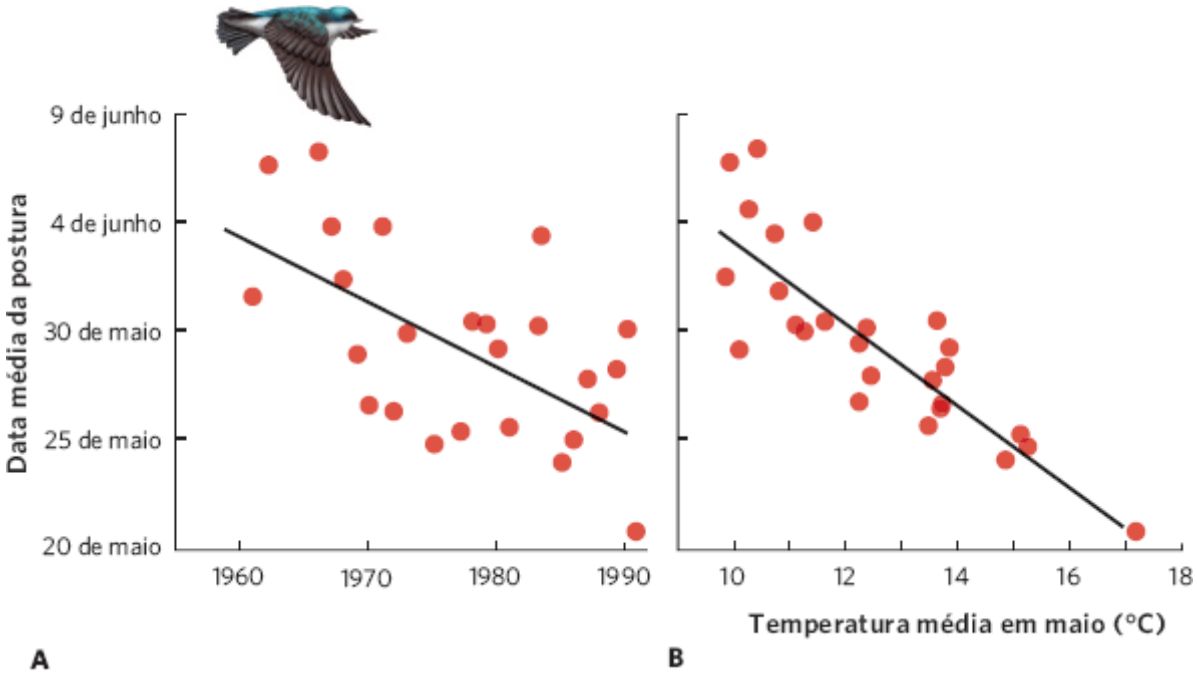


Figura 8.14 Datas de postura de ovos da andorinha-norte-americana. **A.** As datas das posturas dos ovos registradas por um período de 42 anos demonstram que as andorinhas se reproduziam 9 dias mais cedo em 1991 que em 1959. **B.** A mudança na

data de postura dos ovos está negativamente correlacionada com a temperatura ambiente média em maio. (Dados de Dunn PO e Winkler DW. Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America, *Proceedings of the Royal Society of London B*. 266 (1999): 2487-2490.)

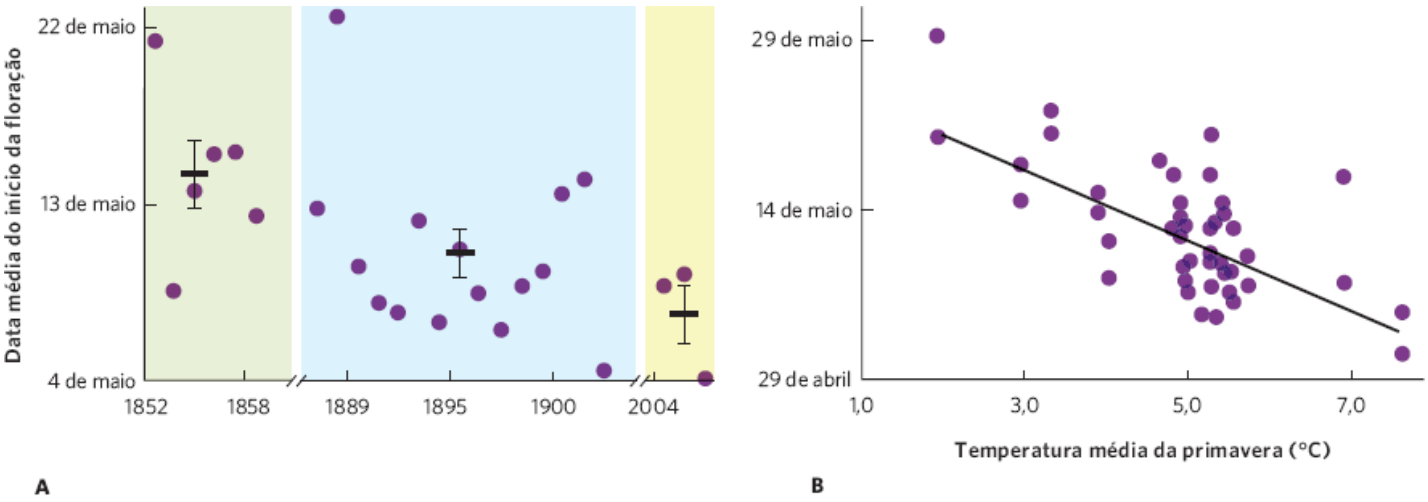


Figura 8.15 Datas do início de floração de plantas em Concórdia, Massachusetts. A. A data média de floração atual ocorre 7 dias mais cedo que na década de 1850. As barras de erro representam erros padrões. **B.** A alteração do momento inicial da floração está relacionada com a temperatura média de 1 ou 2 meses que precedem a época de floração de cada espécie. (Dados de A. J. Miller-Rushing e R. B. Primack, Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: A community perspective, *Ecology* 89 (2008): 332-341.)

Após a morte de Thoreau, um comerciante local continuou seu trabalho de observação do momento inicial da floração de mais de 700 espécies. Mais recentemente, dois ecólogos perceberam que esses dados poderiam ajudá-los a determinar se as alterações de longo prazo nas temperaturas globais poderiam estar associadas às mudanças nos momentos iniciais de floração das plantas. Uma vez que o tempo de floração é sensível à temperatura, assim como ao fotoperíodo, eles previram que temperaturas globais maiores provocariam uma floração precoce em relação à época de Thoreau. Para testar essa hipótese, coletaram dados dos momentos de floração em Concórdia entre 2003 e 2006.

Em 2008, esses pesquisadores divulgaram que, ao longo de um período de 154 anos, de 1852 a 2006, as temperaturas locais em Concórdia aumentaram de 2,4°C. É possível observar esses dados na Figura 8.15. Eles também verificaram que, nas 43 espécies de plantas mais comuns, o momento da floração atual ocorre, em média, 7 dias mais cedo que na época de Thoreau. É interessante que nem todas as plantas responderam à mudança na temperatura da mesma maneira. Em algumas espécies, o momento do início da floração permaneceu inalterado, talvez pelo fato de essas espécies usarem a duração do dia como sinal para floração, e esta não mudou. Outras espécies, como mirtilo (*Vaccinium corymbosum*) e *wood sorrel* (*Oxalis europaea*), florescem de 3 a 4 semanas mais cedo atualmente que em 1852. Esses dados únicos coletados por 1,5 século indicam que uma mudança aparentemente pequena na temperatura média anual está sendo associada a mudanças dramáticas no início da floração.

Consequências de eventos reprodutivos alterados

As alterações nos períodos reprodutivos de plantas e animais em resposta ao aquecimento global não causam por si só quaisquer problemas às espécies que estão sofrendo essas mudanças. Os problemas podem surgir, contudo, quando uma espécie depende do ambiente para obter os recursos necessários com um período de reprodução alterado. A papa-moscas-preto (*Ficedula hypoleuca*), por exemplo, é uma ave que se reproduz na Europa a cada primavera. Em 1980, pesquisadores da Holanda descobriram que a data de eclosão dos ovos dessa ave começou alguns dias antes do pico de abundância de lagartas, que constituem uma presa importante para os filhotes dessas aves. À medida que a temperatura da primavera aumentou nas 2 décadas seguintes, contudo, as folhas das árvores surgiram 2 semanas mais cedo, assim como o pico de abundância das lagartas. O papa-moscas-preto, no entanto, manteve sua época normal de eclosão dos ovos, que era 2 semanas mais tarde que o novo período de abundância máxima das lagartas. Como resultado, os filhotes dessa ave não tinham mais uma fonte abundante de alimento, e a população do papa-moscas-preto declinou de 90%.

De acordo com a nossa discussão sobre os atributos da história de vida, é possível ver que a seleção natural favoreceu uma grande variedade de estratégias para as histórias de vida das diferentes espécies. Histórias de vida distintas evoluem como resultado de diferentes pressões de seleção sobre atributos como mortalidade, fecundidade e longevidade; combinadas com um número considerável de compensações potenciais entre os atributos. Assim como é verdade para outros atributos,

os genes que codificam essas características interagem com os ambientes nos quais os organismos vivem, em última instância, produzindo os atributos das histórias de vida dos indivíduos.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

SELEÇÃO DE HISTÓRIAS DE VIDA COM PESCA COMERCIAL

Seleção humana na história de vida dos peixes. Por muitas décadas, os barcos comerciais de pesca, como este barco no norte do Oceano Atlântico, coletaram os maiores indivíduos e, assim, causaram uma seleção não intencional para peixes menores. Por causa dessa seleção, algumas espécies de peixes agora alcançam a maturidade sexual mais cedo. (Fotografia de Jeff Rotman/Alamy.)

Ao longo deste capítulo, vimos como a seleção natural moldou a evolução de histórias de vida ao favorecer indivíduos mais adaptados aos seus ambientes. No entanto, e se uma alteração no processo de seleção favorecesse indivíduos com conjuntos distintos de atributos? Isso é precisamente o que acontece com muitos pesqueiros comerciais, pois apenas os maiores indivíduos são capturados. Durante muitos anos, isso pareceu uma maneira inteligente de lidar com a exploração de populações selvagens, uma vez que protegia os indivíduos pequenos, possibilitando que eles crescessem. Isso também é uma prática comum nas agências estatais que estipulam o tamanho mínimo dos peixes, como o *bass* (Ordem Perciformes) e o salmão, que os pescadores podem manter.

Com base em nossa discussão neste capítulo, você deve ser capaz de prever o que vai acontecer com os atributos das espécies que sofrem enorme pressão de pesca, particularmente dos grandes barcos comerciais de pesca que podem capturar milhares de peixes. Quando não capturamos ou devolvemos os peixes menores à água, impomos uma alta taxa de mortalidade aos adultos grandes, e deixamos os peixes menores, mais jovens, para trás, para se reproduzirem. Como vimos neste capítulo, uma alta mortalidade de adultos favorece a evolução de tamanhos menores destes, idade precoce de maturidade, maior fecundidade e tempo de vida mais curto.

Durante as duas últimas décadas, os pesquisadores começaram a investigar se a pesca em larga escala poderia causar uma evolução não intencional nas histórias de vida desses peixes, e confirmaram que a pesca comercial impõe considerável seleção às populações exploradas. Mantendo-se os requisitos para a evolução, há uma herdabilidade suficiente nas populações de peixes, para que a seleção cause alguma alteração nas gerações subsequentes. Por exemplo, nas décadas de 1930 e 1940, o bacalhau-do-atlântico (*Gadus morhua*) apresentava idade média de maturidade que variava de 9 a 11 anos; nas décadas de 1960 e 1970, a idade de maturidade variava de 7 a 9 anos. Os dados coletados pelos barcos comerciais de pesca geralmente não contêm informação sobre quaisquer outros atributos de história de vida, como a fecundidade e a longevidade. No entanto, com base em nosso conhecimento de compensações comuns em histórias de vida, é razoável assumir que o aumento da mortalidade dos adultos e o declínio da idade de maturidade impostos pelas práticas de pesca coincidem com os aumentos de fecundidade ajustada ao tamanho e declínios na longevidade.

Um desafio para determinar o efeito da pressão de pesca sobre a história de vida é que ela pode causar outras mudanças significativas. Como notamos anteriormente neste capítulo, as alterações ambientais (como níveis de recursos) podem afetar os atributos da história de vida. Por exemplo, a pesca realizada pelos barcos comerciais poderia diminuir a competição entre os peixes remanescentes. Vimos que competição reduzida pode possibilitar uma idade menor de maturidade sexual. Em alguns casos, os pesquisadores não conseguem fazer a distinção entre indução ambiental de mudanças nas histórias de vida por competição reduzida e evolução. Em outros casos, no entanto, os cientistas foram capazes de documentar que uma população de peixes mantida com poucos indivíduos por várias décadas continua a apresentar mudanças nas histórias de vida ao longo do tempo. Nesses casos, as alterações na história de vida provavelmente são o resultado de evolução por seleção artificial.

O impacto da seleção humana em populações naturais não está limitado aos peixes; impactos semelhantes foram encontrados em mamíferos caçados e algumas plantas. Em todos esses casos, a identificação dos fatores que naturalmente causam a evolução das histórias de vida e de como vários atributos são compensados por outros auxiliou os gestores de pesca a compreender como a coleta de populações selvagens pelos humanos pode ter consequências não intencionais.

Fontes: Law R. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *CIES Journal of Marine Science* 2000;57: 659-668.
Darimont CT, Carlson SM, Kinnison MT, Paquet PC, Reimchen TE e Wilmers CC. Human predators outpace other agents of trait changes in the wild. *Proceedings of the National Academy of Science* 2009;106: 952-954.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Os atributos da história de vida representam a cronologia da vida de um organismo.** As espécies diferem em uma ampla variedade de atributos, os quais nos auxiliam a determinar suas aptidões ao longo de suas vidas, incluindo o nascimento ou a eclosão da prole, o tempo necessário para alcançar maturidade sexual, fecundidade, paridade e longevidade. Esses atributos estão sob a influência da seleção natural e geralmente evoluem em combinações específicas.

■ **Os atributos da história de vida são moldados por compensações.** As compensações podem ocorrer devido a restrições físicas, de tempo ou de energia que afetem a alocação ou devido a correlações genéticas que causem seleção, favorecendo um atributo em detrimento de outro. Compensações comuns incluem número *versus* tamanho dos filhotes e crescimento *versus* reprodução.

■ **Os organismos diferem no número de vezes que se reproduzem, mas, por fim, tornam-se senescentes.** Organismos semélparos se reproduzem uma vez na vida, enquanto organismos iteróparos se reproduzem mais de uma vez. Independentemente de quantas vezes um organismo se reproduz, ele vai se deparar com o decaimento nas funções fisiológicas, seguido de morte. Em organismos semélparos, tal declínio de funcionamento ocorre rapidamente após a reprodução. Em organismos iteróparos, a redução de funcionamento pode ser bastante gradual.

■ **As histórias de vida são sensíveis às condições ambientais.** Assim como todos os fenótipos, os atributos são produtos da interação entre os genes e o ambiente. Algumas das influências ambientais mais comuns nos atributos incluem a variação de recursos e predadores, ambos podendo induzir alterações significativas na história de vida dos organismos. Alterações antropogênicas atuais no ambiente também podem afetar os atributos ao mudar os sinais ambientais (como a temperatura), que induzem alterações na história de vida.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que as compensações entre os atributos das histórias de vida são observadas tão frequentemente?

2. Utilizando a categorização de Grime dos atributos das plantas, por que as ruderais poderiam se espalhar por meio de sementes facilmente dispersadas, enquanto as tolerantes ao estresse se espalham vegetativamente?

3. Por que organismos com pequenas taxas anuais de sobrevivência deveriam começar a se reproduzir com idade precoce?

4. Por que organismos precisam fundamentalmente equilibrar os atributos de crescimento e fecundidade? Explique.

5. Compare e diferencie estratégias semélparas e iteróparas de história de vida.

6. Por que a seleção natural poderia agir de maneira mais intensa em atributos que aumentam o sucesso reprodutivo precoce em vez do tardio?

7. Cite duas razões pelas quais um indivíduo poderia precisar equilibrar o número de filhotes com o tamanho destes.

8. Qual é o mecanismo pelo qual o cuidado parental pode aumentar a aptidão atual, diminuindo, porém, a aptidão futura?

9. Por que um organismo poderia usar sinais como o fotoperíodo para prever o estado futuro de seu ambiente?

10. Em relação aos sinais ambientais, explique por que muitas espécies de plantas florescem mais cedo em associação a temperaturas mais quentes da primavera, enquanto outras não?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | NÚMERO *VERSUS* MASSA DOS FILHOTES DE LAGARTOS

O lagarto comum (***Lacerta vivipara***) pode gerar de 2 a 15 filhotes em um único evento reprodutivo. Utilizando os seguintes dados, use um gráfico de dispersão para ilustrar a relação entre o número de filhotes de lagartos e a massa média da prole de um lagarto. Você pode revisar gráficos de dispersão no apêndice de gráficos. Após plotar a relação, descreva-a com palavras.

NÚMERO DE FILHOTES	MASSA DOS FILHOTES (g)
2	242
3	238
4	230
5	223
6	207
7	200
8	189
9	180
10	173
11	157
12	150
13	142
14	138
15	130

CAPÍTULO 9

Estratégias Reprodutivas

Uma colmeia de abelhas melíferas. Na maioria das populações de abelhas melíferas, uma rainha pode se reproduzir por meio de ovos haploides, que geram machos, ou diploides fertilizados, que originam fêmeas. (Foto de Konrad Wothe/age fotostock.)

A Vida Sexual das Abelhas Melíferas

As abelhas melíferas (*Apis mellifera*) têm uma vida sexual complicada. Elas vivem em colmeias que podem conter dezenas de milhares de abelhas, geralmente progênie da mesma mãe, conhecida como a *rainha.* Como muitos organismos, a abelha-rainha produz filhos e filhas; no entanto, o faz de maneira única. No início de sua vida, a abelha rainha voa para fora da colmeia e acasala no ar com um grupo de machos. As abelhas machos, conhecidas como zangões, são menores que a rainha. Uma rainha acasala com diversos zangões; contudo, os zangões maiores fornecem mais esperma que os menores. A rainha armazena o esperma desse único evento de acasalamento em um órgão especial em seu corpo, conhecido como *espermateca*, em que permanece viável por vários anos. Ela usa esse esperma para fertilizar seus ovos e gerar filhas diploides, denominadas *operárias*; por outro lado, cria zangões ao depositar ovos haploides não fertilizados. Os zangões que uma rainha produz raramente se acasalam com ela; em vez disso, cruzam com outras rainhas fora da colmeia. Após o acasalamento, os zangões morrem.

Uma questão-chave para o sucesso de uma colmeia é a razão sexual adequada entre zangões e operárias. Em uma colmeia típica, a abelha rainha pode produzir algumas dúzias de zangões, mas dezenas de milhares de operárias. Uma vez

que as operárias realizam a maior parte do trabalho em uma colmeia, é mais benéfico para a rainha gerar muito mais operárias que zangões. Como as operárias vivem apenas de 4 a 7 semanas, a rainha deve produzir constantemente mais delas.

"A abelha-do-cabo pode produzir ovos diploides sem nunca ter acasalado."

Em termos genéticos, as abelhas-operárias e a rainha são bastante semelhantes. Ambas são fêmeas e surgem de um ovo diploide fertilizado; o que as torna diferentes é o alimento fornecido a elas ainda larvas. Nos primeiros dias de vida, todas as larvas alimentam-se de geleia real, um líquido produzido pelas abelhas-operárias; no entanto, após esse período, as larvas destinadas a serem operárias têm sua dieta trocada para mel e pólen. Elas não são capazes de acasalar com um zangão, mas podem pôr ovos não fertilizados. As larvas destinadas a serem rainhas continuam a se alimentar de geleia real, o que possibilita à futura rainha ficar bem grande. O tamanho da rainha permite que ela produza até 2.000 ovos por dia.

Quando uma colmeia sofre o declínio de sua rainha, novas larvas de rainhas geralmente já estão em formação para substituí-la. Algumas vezes, entretanto, a morte ou a partida de uma rainha ocorre inesperadamente e não há substitutas. Nesses casos, algumas das operárias põem ovos; contudo, como não podem acasalar, seus ovos são haploides e destinados a se tornarem zangões. Sem uma rainha para gerar ovos fertilizados, a colônia acaba por morrer.

Os cientistas descobriram recentemente uma exceção a esse cenário em uma subespécie de abelha conhecida como a abelha-do-cabo (*Apis mellifera capensis*), encontrada no sul da África. Suas operárias são capazes de gerar ovos diploides sem nunca terem acasalado e, assim, podem garantir a continuidade da colmeia. Os pesquisadores verificaram recentemente que um único gene recessivo controla tal habilidade. Como resultado, dependendo de quais alelos elas apresentem, as operárias podem gerar ovos haploides (que originam zangões) ou diploides (que originam operárias).

A complexidade da reprodução da abelha melífera serve como um exemplo da variedade de estratégias reprodutivas que evoluíram. Essas opções incluem reproduzir com ou sem um parceiro sexual, escolher o número de parceiros, selecionar as melhores características de um parceiro, alterar o modo como o sexo da prole é determinado e controlar o número de filhos *versus* filhas. Neste capítulo, vamos explorar a ampla variedade de estratégias reprodutivas em diversos organismos.

Fonte: Lattorff HMG, Moritz RFA, Fuchs S. A single *locus* determines the lytokous parthenogenesis of laying honeybee workers (*Apis mellifera capensis*). *Heredity* 2005; 94:533-537.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A reprodução pode ser sexuada ou assexuada.
- Os organismos podem evoluir como sexos separados ou como hermafroditas.
- As razões sexuais da prole geralmente são equilibradas, mas podem ser modificadas pela seleção natural.
- Os sistemas de acasalamento descrevem o padrão de acasalamento entre machos e fêmeas.
- A seleção sexual favorece os atributos que facilitam a reprodução.

▶ A evolução de estratégias reprodutivas envolve um alto número de fatores distintos, muitos dos quais são influenciados por condições ecológicas. Por exemplo, organismos podem evoluir para reproduzir sexuada ou assexuadamente; cada estratégia apresenta custos e benefícios únicos, particularmente, como veremos, quando espécies interagem com parasitas e patógenos. Os organismos podem evoluir para se reproduzirem como sexos separados ou como hermafroditas, que apresentam tanto órgãos sexuais femininos quanto masculinos. Caso se reproduzam como hermafroditas, devem também desenvolver soluções para os problemas associados à autofertilização. Em muitas espécies, a razão sexual da prole pode ser alterada em resposta a alterações nas condições ecológicas. Finalmente, encontramos muitas estratégias de acasalamento distintas para aumentar a aptidão, incluindo o número de cruzamentos e a preferência por certos atributos no sexo oposto. Este capítulo explora como as condições ecológicas afetam a evolução do sexo e as estratégias que os organismos desenvolveram para aumentar a aptidão.

A reprodução pode ser sexuada ou assexuada

Todos os organismos se reproduzem; no entanto, eles apresentam diversas maneiras pelas quais realizam essa tarefa. Nas plantas, animais, fungos e protistas, a reprodução pode ocorrer por meio de *reprodução sexuada* ou *reprodução assexuada*. Nesta seção, vamos analisar os dois processos e comparar seus custos e benefícios.

REPRODUÇÃO SEXUADA

Como discutimos no Capítulo 7, a função reprodutiva na maioria dos animais e plantas está dividida entre dois sexos. Quando a progênie herda o DNA de ambos genitores, dizemos que são o resultado de uma **reprodução sexuada**. Os

gametas sexuais são produzidos por meiose nos órgãos sexuais primários, conhecidos nos animais como **gônadas**. A meiose produz células haploides, cada qual contendo um único conjunto completo de cromossomos. Nos animais, essas células haploides podem atuar imediatamente como gametas. Nas plantas e muitos protistas, as células haploides desenvolvem-se em direção a estágios haploides, multicelulares, dos ciclos de vida que, em dado momento, produzem gametas. A partir de dois conjuntos de cromossomos herdados pelos pais de um organismo, a distribuição dos cromossomos para as células haploides costuma ser aleatória, e a combinação dos cromossomos de ambos os pais resulta em novas combinações de genes na prole. Ao final, dois gametas fundem-se no ato da fertilização para produzir um gameta diploide.

Reprodução sexuada Um mecanismo de reprodução no qual a progênie herda DNA de ambos genitores.

Gônadas Os órgãos sexuais primários em animais.

REPRODUÇÃO ASSEXUADA

Diferentemente da reprodução sexuada, a progênie produzida por **reprodução assexuada** herda seu DNA de um só genitor. Isso pode ser realizado por meio de *reprodução vegetativa* ou *partenogênese*.

Reprodução vegetativa

A **reprodução vegetativa** ocorre quando um indivíduo é gerado por tecidos parentais não sexuais. Muitas plantas podem se reproduzir pelo desenvolvimento de novos caules que brotam, que surgem das folhas, raízes ou rizomas (*i. e.*, brotos subterrâneos). A Figura 9.1 mostra um exemplo disso em uma *walking fern* ("samambaia-andante", *Asplenium rhizophyllum*), que produz novos brotos quando as pontas das folhas tocam o solo. Se, alguma vez, você já colocou uma muda de planta em um copo com água e observou o crescimento de raízes, formando uma nova planta, testemunhou esse tipo de reprodução. Indivíduos que descendem assexuadamente do mesmo pai e carregam o mesmo genótipo são conhecidos como **clones**. Muitos animais simples, como hidras, corais e seus parentes, também se reproduzem dessa maneira; eles produzem protuberâncias ao longo de seus corpos, que se desenvolvem em novos indivíduos. As bactérias e algumas espécies de protistas reproduzem-se duplicando seus genes; em seguida, há divisão da célula em duas células idênticas, um processo conhecido como **fissão binária**.

Partenogênese

Diferente da reprodução vegetativa, alguns organismos se reproduzem assexuadamente pela produção de um embrião sem fertilização, em um processo conhecido como **partenogênese**. Na maioria dos casos, a prole produzida por partenogênese surge de ovos diploides, que não exigem nenhuma contribuição genética do esperma. A partenogênese evoluiu em plantas e diversos grupos de invertebrados, incluindo pulgas-de-água, afídios e abelhas-do-cabo, mencionadas no início deste capítulo. As espécies de animais que se reproduzem apenas por partenogênese são normalmente constituídas inteiramente de fêmeas.

Figura 9.1 Reprodução vegetativa. Os organismos que usam a reprodução vegetativa produzem prole a partir de tecidos não sexuais. A samambaia mostrada aqui gera prole quando os ápices de suas folhas tocam o solo. [Greulach VA, Adams JE. Plants: An introduction to Modern Botany (Wiley, 1962).]

A partenogênese é relativamente rara em vertebrados. Ela nunca foi observada como uma ocorrência natural em mamíferos, mas tem sido confirmada em algumas espécies de lagartos, anfíbios, aves e peixes. Por um longo tempo, acreditou-se que cobras e tubarões não eram capazes de realizar partenogênese. Em 2007, no entanto, pesquisadores confirmaram que uma fêmea virgem de tubarão-martelo (*Sphyrna tiburo*) pariu filhotes fêmeas geneticamente idênticos à mãe. Em 2011, pesquisadores descobriram que uma fêmea de jiboia deu à luz duas ninhadas de fêmeas por partenogênese (Figura 9.2). As evidências crescentes sugerem que a partenogênese pode ser mais comum do que pensávamos, e que algumas espécies podem se reproduzir tanto por reprodução sexuada como por partenogênese.

A partenogênese pode gerar uma prole de clones do genitor ou geneticamente variável. Os clones são produzidos quando células germinativas desenvolvem-se diretamente em ovos sem sofrer meiose. Por outro lado, uma prole geneticamente variável é gerada quando células germinativas sofrem meiose parcial ou total. Na meiose parcial, as células germinativas sofrem a primeira divisão meiótica; no entanto, a supressão da segunda divisão meiótica resulta em óvulos diploides. Embora uma união sexual não esteja envolvida, esses óvulos diferem geneticamente uns dos outros devido à recombinação entre pares de cromossomos homólogos e à seleção independente de cromossomos durante a primeira divisão meiótica. Quando as células germinativas realizam uma meiose completa, as células formadoras de gametas das fêmeas são haploides e, então, fundem-se para formar um embrião diploide.

Reprodução assexuada Um mecanismo de reprodução no qual a progênie herda DNA de um só genitor.

Reprodução vegetativa Uma forma de reprodução assexuada na qual um indivíduo é gerado por tecidos parentais não sexuais.

Clones Indivíduos que descendem assexuadamente do mesmo pai e carregam o mesmo genótipo.

Fissão binária Reprodução por meio de duplicação de genes, seguida de divisão da célula em duas células idênticas.

Partenogênese Um tipo de reprodução assexuada, em que um embrião é produzido sem fertilização.

Figura 9.2 Uma jiboia sem pai. Esta fêmea de jiboia é o produto de partenogênese. Como resultado, a coloração recessiva caramelo da mãe foi passada adiante para todas as suas filhas clones. (Fotografia de Warren Booth.)

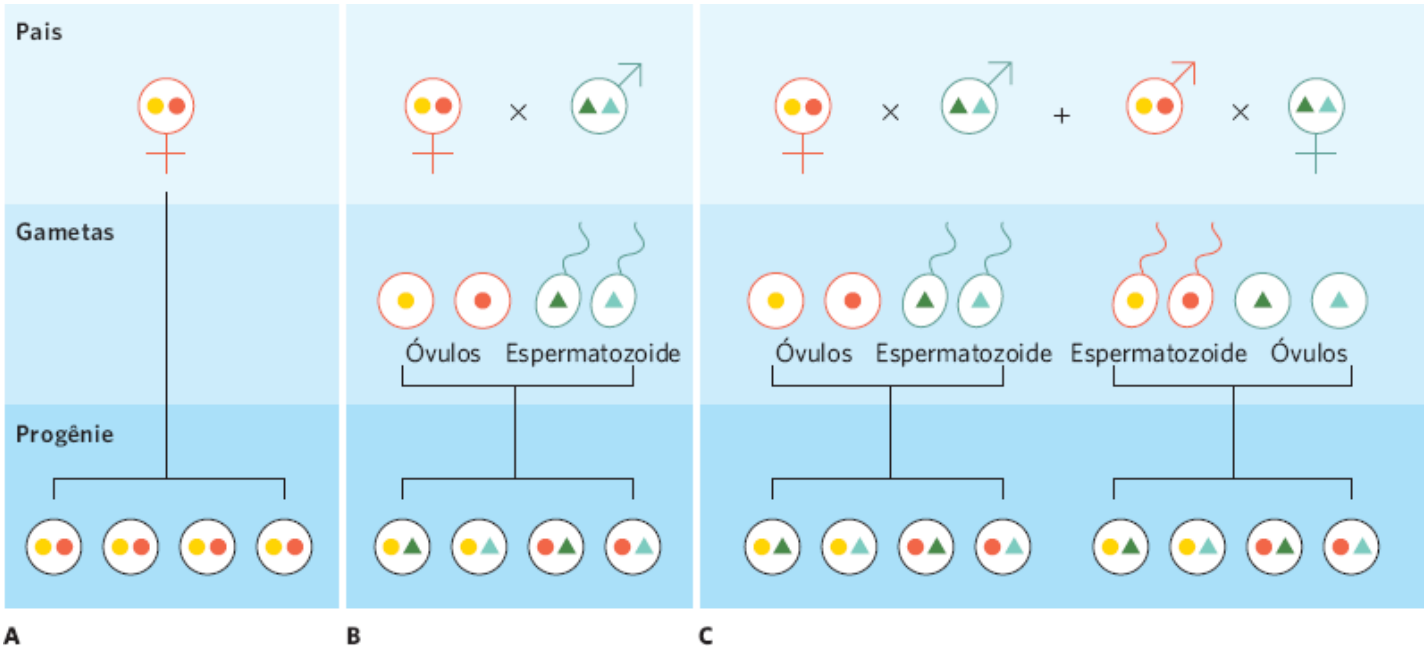


Figura 9.3 O custo da meiose. Se dois organismos hipotéticos femininos podem produzir apenas quatro ovos, **A.** a fêmea que realiza reprodução assexuada fornece oito cópias de seus genes. **B.** Por outro lado, a fêmea que realiza reprodução sexuada fornece apenas quatro cópias de seus genes. **C.** Um hermafrodita pode passar adiante oito cópias de seus genes ao produzir quatro óvulos que sejam fertilizados pelos espermatozoides de outro indivíduo, e quatro cópias de seus genes quando usar seus espermatozoides para fertilizar óvulos de outro indivíduo.

CUSTOS DA REPRODUÇÃO SEXUADA

Ambas as reproduções sexuada e assexuada são estratégias viáveis; no entanto, a sexuada ocorre com alto custo. Por exemplo, os órgãos sexuais necessitam de energia considerável e utilizam recursos que poderiam ser alocados a outros propósitos. Adicionalmente, a autofecundação pode representar uma tarefa substancial. Muitas plantas devem produzir órgãos florais atrativos para atrair polinizadores, e a maioria dos animais exibe elaborados rituais de acasalamento para atrair parceiros. Tais atividades demandam tempo e recursos. Elas podem também aumentar o risco de herbivoria, predação e parasitismo.

Para os organismos nos quais os sexos são separados (ou seja, nos quais um indivíduo é macho ou é fêmea), a reprodução sexuada tem um custo adicional de aptidão reduzida. Para compreender este custo, é necessário lembrar-se de que o objetivo de todo genitor é deixar quantas cópias possíveis de seus genes na próxima geração; isso maximiza a aptidão parental. No caso de reprodução assexuada, como ilustrada na Figura 9.3A, um genitor contribui com dois conjuntos de cromossomos para cada um de seus filhotes. No caso de reprodução sexuada, cada genitor fornece apenas um conjunto de cromossomos para cada filhote, pois os gametas produzidos por meiose são haploides, como mostrado na Figura 9.3B. As fêmeas que se reproduzam por qualquer um dos modos geram o mesmo número de filhotes; contudo, a fêmea que se reproduza por reprodução sexuada deixa para trás a metade das cópias de seus genes em comparação com a fêmea que se reproduza assexuadamente. Essa redução de 50% devido à reprodução sexuada *versus* assexuada é conhecida como o **custo da meiose**.

O custo da meiose pode ser contrabalançado pelo hermafroditismo, uma estratégia reprodutiva encontrada na maioria das plantas e em muitos invertebrados. Considere um indivíduo que realize reprodução sexuada e apresente tanto a função masculina quanto a feminina. Tal indivíduo pode contribuir com um conjunto de seus genes para a progênie gerada pela função feminina e outro conjunto gerado pela função masculina. Como mostrado na Figura 9.3C, isso possibilita a um hermafrodita contribuir com o dobro de cópias de seus genes para a prole do que seria possível para um indivíduo que pode ser apenas macho ou fêmea.

O custo da meiose também pode ser compensado quando os sexos são separados e o macho ajuda a fêmea a cuidar da prole. Considere o caso no qual o cuidado parental de um macho permite à fêmea cuidar do dobro de filhotes que ela conseguiria sozinha. Nesse caso, então, o custo de 50% da meiose é compensado ao duplicar o número de filhotes que podem ser criados quando ambos os pais cuidam deles.

Custo da meiose A redução de 50% no número de genes parentais passados para a próxima geração via reprodução sexuada versus assexuada.

BENEFÍCIOS DA REPRODUÇÃO SEXUADA

Se a reprodução sexuada é tão onerosa, então ela deve persistir, porque proporciona benefícios substanciais. Tais benefícios incluem a eliminação de mutações danosas e a criação de variação genética que auxilia a prole a lidar com a variação ambiental futura, como a existência de parasitas e patógenos que evoluem rapidamente.

Eliminando mutações

As mutações ocorrem em todos os organismos e a maioria delas é prejudicial. Em organismos com reprodução assexuada, não há como eliminar mutações de uma geração para outra, de maneira que as mutações continuam a se acumular ao longo das gerações, especialmente se os genitores assexuados produzirem prole de clones. Por outro lado, organismos que se reproduzem sexuadamente podem perder mutações deletérias durante a meiose, o que envolve a seleção aleatória de genes, ou após a fertilização dos gametas. De todos os gametas produzidos, aqueles que formam os zigotos podem não conter a mutação. Por outro lado, se alguns dos gametas envolvidos na geração da prole apresentarem a mutação, a união de dois gametas que contenham a mutação recessiva gera prole homozigótica recessiva para a mutação danosa. Uma prole homozigótica recessiva vai expressar a mutação prejudicial e, como resultado, é provável que a prole não seja viável e deixe de passar adiante a mutação para a próxima geração.

Como as espécies que se reproduzem apenas assexuadamente não têm qualquer meio de eliminar mutações, as mutações deletérias vagarosamente acumulam-se ao longo de muitas gerações. Com o tempo, esperaríamos que os indivíduos dessas espécies enfrentassem baixos índices de crescimento, sobrevivência e reprodução, o que os levaria, por fim, à extinção. Se essa hipótese estiver correta, então as espécies que se reproduzem assexuadamente nos dias atuais teriam adotado tal modo de reprodução apenas recentemente. As espécies com reprodução assexuada que surgiram há muito tempo provavelmente já estão extintas nos dias atuais.

Para testar a hipótese de que espécies com reprodução assexuada não persistem na natureza tanto quanto as que se reproduzem sexuadamente, podemos analisar os padrões de reprodução assexuada em uma filogenia. Se a hipótese estiver correta, devemos observar que a reprodução assexuada evoluiu em uma época relativamente recente. Por exemplo, a maioria das espécies de vertebrados que se reproduzem assexuadamente pertence aos gêneros que têm um ancestral sexuado e a maior parte de suas espécies também sexuadas, tendo as espécies assexuadas evoluído apenas recentemente. Tal padrão foi observado nas salamandras do gênero *Ambystoma*, nos peixes do gênero *Poeciliopsis* e nos lagartos do gênero *Cnemidophorus*. Essa observação sugere que espécies puramente assexuadas geralmente não apresentam histórias evolutivas longas. Se elas assim o fizessem, esperaríamos ver grandes grupos de espécies aparentadas (tais como espécies em um mesmo gênero), todas se reproduzindo assexuadamente. Tal padrão sugeriria que seu ancestral comum se reproduzisse assexuadamente. Na verdade, parece ser baixa a persistência evolutiva a longo prazo de populações assexuadas. Isso combina com a explicação de que a acumulação de mutações e a ausência de variação genética causam a extinção de espécies com reprodução assexuada.

No entanto, nem todas as espécies assexuadas se encaixam nesse padrão. Por exemplo, nos rotíferos bdelóideos, um grupo ancestral com mais de 300 espécies de organismos terrestres e de água doce, todas as espécies são assexuadas e fêmeas. De modo semelhante, alguns grupos de protistas existem por centenas de milhões de anos, e parecem não usar reprodução sexuada. Uma maneira pela qual tais espécies poderiam evitar a extinção seria produzir uma prole mais rapidamente que o surgimento de novas mutações deletérias, de modo que alguns indivíduos sempre reteriam o genótipo parental sem mutações e produziriam a próxima geração, um processo conhecido como seleção clonal. Contudo, grupos como esses continuam a desafiar nossos esforços para compreender toda a gama de custos e benefícios que favorecem a evolução da reprodução sexuada ou assexuada.

Variabilidade genética e variação ambiental futura

Um segundo benefício da reprodução sexuada é a produção de prole com maior variabilidade genética. Se o ambiente fosse homogêneo ao longo do tempo e do espaço, os pais bem adaptados ao ambiente poderiam se reproduzir assexuadamente para gerar filhotes clones também com boa adaptação. Contudo, conforme discutido nos capítulos anteriores, as condições ambientais geralmente mudam através do tempo e do espaço. Como resultado, a prole tem maior chance de se deparar com condições ambientais diferentes daquelas que seus pais encontraram. Uma vez que as condições ambientais variam, a prole com variabilidade genética tem maior probabilidade de apresentar combinações de genes que auxiliarão sua adaptação às diferentes condições ambientais. A maioria dos modelos teóricos que analisam a importância da variação do ambiente abiótico conclui que a variação temporal e espacial no ambiente físico não produz vantagem suficientemente grande para compensar o custo da meiose. Uma explicação alternativa promissora seria que a alteração temporal e espacial no ambiente biótico – particularmente mudanças em patógenos – proporciona uma grande vantagem para a reprodução sexuada.

Variabilidade genética e parasitas e patógenosem evolução

Para compreender o motivo de a reprodução sexuada proporcionar um benefício evolutivo quando espécies se deparam com a variação nos patógenos, primeiramente, é necessário entender que patógenos têm ciclos de vida muito mais curtos e populações muito maiores que a maioria das espécies hospedeiras que eles infectam. Uma vez que os patógenos apresentam potencial para evoluir a uma taxa muito mais rápida que seus hospedeiros, eles podem desenvolver meios de ultrapassar as barreiras de defesa dos hospedeiros. Sem a evolução rápida dos hospedeiros, os patógenos poderiam diminuir sua quantidade ou até mesmo levá-los à extinção. Por exemplo, em 1998, pesquisadores descreveram uma espécie recém-descoberta de patógeno que estava causando a morte disseminada de anfíbios na América Central. Esse patógeno é um tipo de fungo quitrídio (*Batrachochytrium dendrobatidis*) que pode infectar uma ampla variedade de espécies de anfíbios. Em 2012, esse fungo havia sido detectado em todo continente habitado por anfíbios. Em algumas partes do mundo, incluindo a América Central, parece que esse patógeno letal pode ter sido introduzido recentemente, e que muitas espécies de sapos na região não tinham adaptações para combatê-lo. Em consequência, cientistas agora acreditam que dúzias de espécies foram extintas.

Os efeitos danosos dos patógenos premiam os hospedeiros que desenvolvem novas defesas rapidamente. Como vimos, a reprodução sexuada gera uma prole com uma gama maior de combinações genéticas e algumas delas poderiam estar mais capacitadas para combater o patógeno. Em resumo, existe uma corrida evolutiva entre os hospedeiros (que tentam desenvolver adaptações rápido o suficiente para combater o patógeno) e os patógenos (que tentam desenvolver adaptações rápido o bastante para enganar as defesas dos hospedeiros). A hipótese de que a seleção sexual possibilita aos hospedeiros evoluir a uma taxa suficiente para combater a evolução rápida dos parasitas é denominada **hipótese da Rainha Vermelha**, em homenagem à famosa passagem no livro "Alice Através do Espelho e o Que Ela Encontrou por Lá" de Lewis Carroll, na qual a Rainha Vermelha fala para Alice: "Pois aqui, como vê, você tem de correr o mais que puder para continuar no mesmo lugar".*

Testando a hipótese da Rainha Vermelha

Um dos testes mais convincentes da hipótese da Rainha Vermelha concentra-se em uma espécie de caramujo de água doce (*Potamopyrgus antipodarum*), um habitante comum de lagos e rios na Nova Zelândia. Os caramujos podem ser infectados por parasitas, como os vermes trematódeos do gênero *Microphallus*. O ciclo de vida do patógeno é mostrado na Figura 9.4. O ciclo de vida do verme tem início quando o caramujo ingere os ovos do verme. Os ovos eclodem e as larvas formam cistos nos órgãos sexuais, causando esterilidade dos caramujos. Os patos, então, comem os caramujos infectados e os patógenos maturam sexualmente dentro de seus intestinos, onde eles produzem ovos assexuadamente. Esses ovos saem dos patos quando eles defecam na água, completando, assim, o ciclo. De modo não surpreendente, *Microphallus* é mais abundante em águas rasas de lagos onde os patos se alimentam.

Hipótese da Rainha Vermelha Hipótese de que a seleção sexuada possibilita que os hospedeiros evoluam em uma taxa em que eles sejam capazes de se contrapor à rápida evolução dos parasitas.

Figura 9.4 Ciclo de vida de patógeno através de caramujos e patos. Ovos do verme patogênico *Microphallus* são consumidos inadvertidamente por caramujos. Os ovos eclodem em larvas e formam cistos nos caramujos, causando sua esterilidade. Quando os caramujos são consumidos por patos em águas rasas, o verme desenvolve-se em adulto e se reproduz nos intestinos dos patos. Quando os patos defecam, os ovos são depositados de volta na água.

O modo de reprodução do caramujo depende da profundidade da água em que vive. Em regiões mais rasas dos lagos, nas quais o verme parasita é mais comum, uma quantidade maior dos caramujos se reproduz sexuadamente. Tais populações apresentam aproximadamente 13% de machos – o suficiente para manter alguma diversidade genética por reprodução sexuada. Em regiões mais profundas, nas quais o parasita é raro, a maior proporção de caramujos realiza reprodução assexuada. Embora populações assexuadas se reproduzam mais rapidamente que as sexuadas, os clones assexuados não conseguem persistir diante de altas taxas de parasitismo. Como resultado, os caramujos assexuados não sobrevivem bem nas regiões mais rasas do lago, onde são maiores as chances de encontrar o verme parasita.

Se os vermes parasitas evoluem para se especializar nos caramujos com os quais coexistem, então os parasitas que vivem em águas rasas devem ser bons em infectar populações de caramujos de águas rasas. De modo semelhante, parasitas de águas profundas devem ser bons em infectar populações de caramujos daquelas regiões. Os pesquisadores testaram essa hipótese com parasitas e caramujos de diversos lagos da Nova Zelândia. Como ilustrado na Figura 9.5, os caramujos de águas rasas de diferentes lagos foram infectados mais rapidamente por parasitas de águas rasas; e os de águas profundas, mais rapidamente pelos de águas profundas. Ao calcular a média de todas as fontes de parasitas, as taxas de infecção foram relativamente baixas em caramujos de águas profundas, porque poucos parasitas vivem nessa região e, portanto, tiveram menos oportunidades para desenvolver a habilidade de infectar os caramujos de águas profundas. Contudo, uma vez que os *habitat*s de maior profundidade apresentam poucos parasitas, as linhagens assexuadas de caramujos têm uma vantagem reprodutiva sobre as sexuadas, em virtude de sua reprodução mais rápida.

Estudos recentes continuam a respaldar a hipótese da Rainha Vermelha. No nematódeo (*Caenorhabditis elegans*), por exemplo, pesquisadores criaram indivíduos em laboratório que eram geneticamente destinados a se reproduzirem sexuada ou assexuadamente e, então, expuseram as populações com dois tipos diferentes de vermes a um parasita bacteriano. Em 2011, os pesquisadores relataram que quando eles permitiam que a bactéria evoluísse para infectar os vermes, o parasita rapidamente levava os vermes assexuados à extinção. Por outro lado, os vermes sexuados desenvolviam resistência continuamente contra o parasita e persistiam. Quando os pesquisadores impediram que a bactéria se desenvolvesse, os indivíduos assexuados tornaram-se dominantes na população.

Os organismos podem evoluir como sexos separados ou como hermafroditas

As espécies na natureza têm desenvolvido um incrível conjunto de estratégias sexuais para a função masculina e feminina, como mostrado na Figura 9.6. A maioria dos vertebrados e algumas plantas têm sexos separados, enquanto a maioria das plantas e alguns animais são hermafroditas. As plantas hermafroditas, como a flor selvagem conhecida (como erva-de-São-João [*Hypericum perforatum*]), apresentam funções masculina e feminina na mesma flor. As flores que apresentam tanto partes masculinas quanto femininas em cada flor são conhecidas como **flores perfeitas**. Quando ambas as funções são produzidas ao mesmo tempo, chamamos de **hermafrodita simultâneo**. Exemplos de hermafroditas simultâneos incluem muitas espécies de moluscos, vermes e plantas. Quando um indivíduo apresenta uma função sexual e altera para a outra, é chamado de **hermafrodita sequencial**. Algumas espécies de plantas são hermafroditas sequenciais, como também são alguns moluscos, equinodermos e peixes.

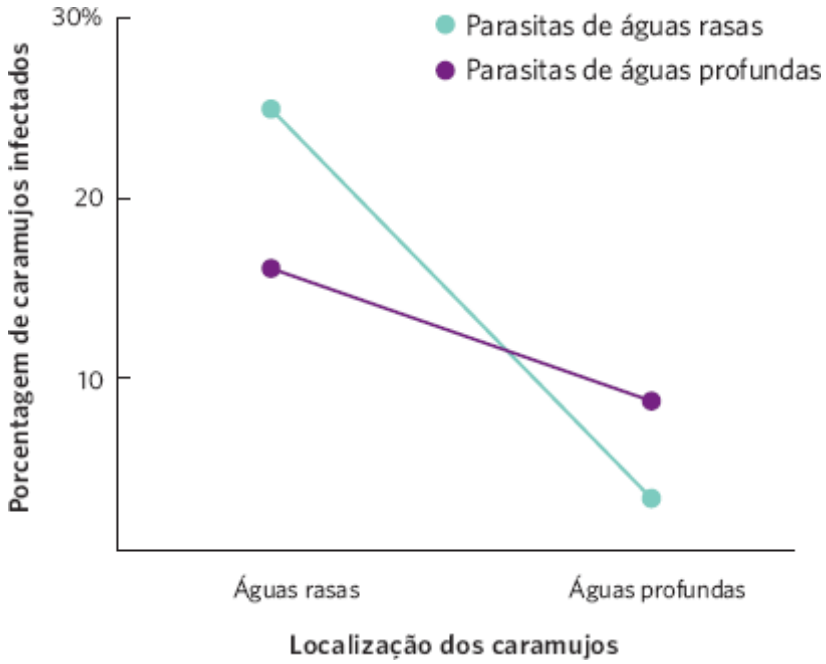


Figura 9.5 Infecção de caramujos por um patógeno. Águas rasas contêm mais parasitas que águas profundas, porque, nelas, os patos defecam e liberam ovos de patógenos mais frequentemente. O número grande de patógenos possibilita que eles evoluam mais rapidamente em resposta a quaisquer mudanças nos caramujos. Os caramujos em águas rasas enfrentam a necessidade de desenvolver defesas rapidamente contra os patógenos que respondem com rapidez. Como resultado, uma proporção muito maior de caramujos de águas rasas torna-se infectada em comparação com aqueles de águas profundas. Os patógenos também têm habilidade maior de infectar as populações de caramujos com as quais coexistem. Os patógenos de águas mais rasas são mais capazes de infectar caramujos de águas rasas que aqueles de maior profundidade. Analogamente, os patógenos de águas profundas são mais capazes de infectar caramujos de águas profundas que aqueles de águas rasas. Dados de Lively CM, Jokela J. Clinal variation for local adaptation in a host-parasite interaction, *Proceedings of the Royal Society of London B* 263 (1996): 891-897.

Flores perfeitas Flores que contêm tanto partes masculinas quanto femininas.

Hermafroditas simultâneos Indivíduos que apresentam funções reprodutivas masculina e feminina ao mesmo tempo.

Hermafroditas sequenciais Indivíduos que apresentam funções reprodutivas masculina ou feminina, e depois trocam de função.

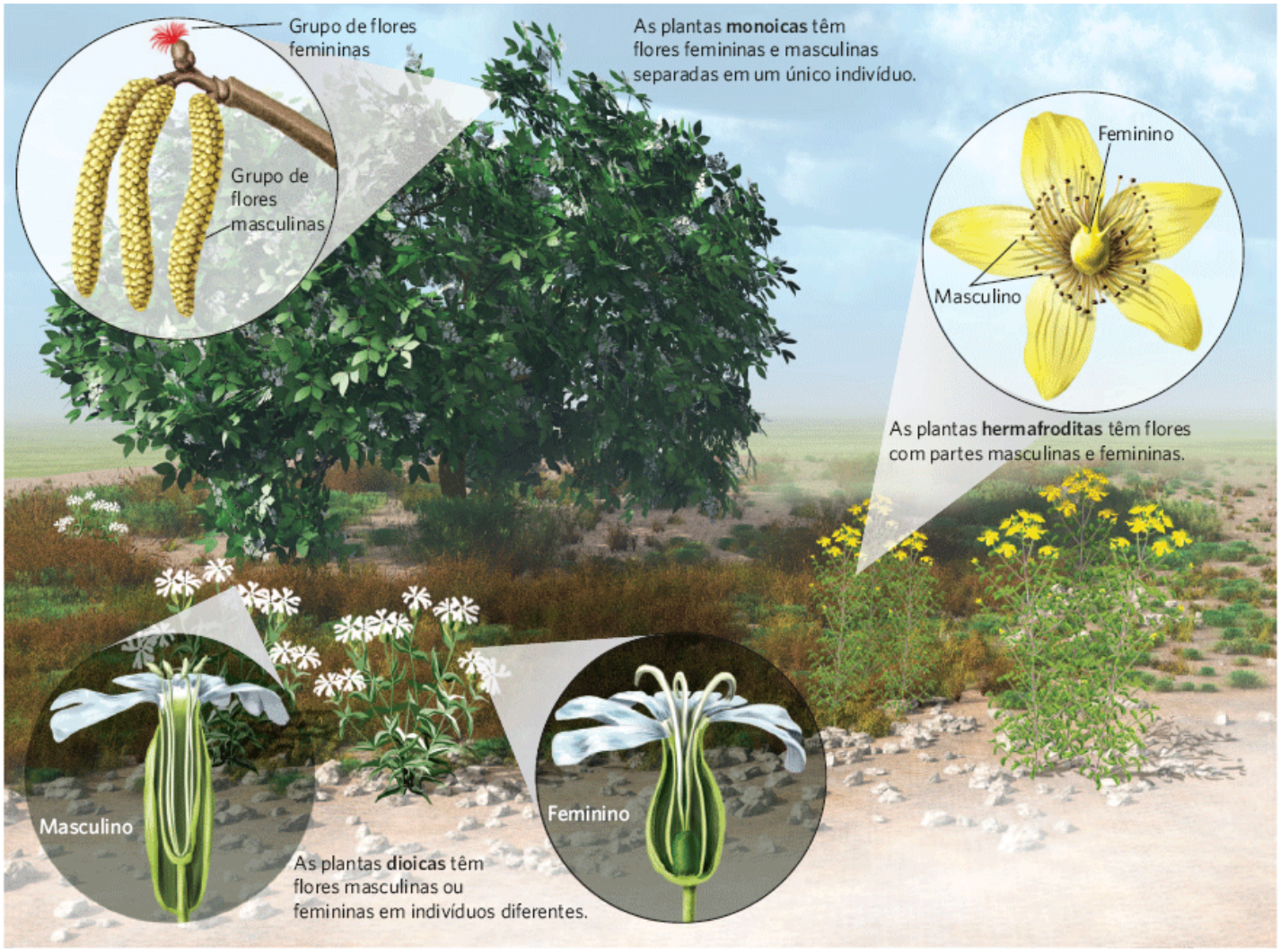


Figura 9.6 Estratégias de reprodução em plantas. Plantas hermafroditas, como a erva-de-São-João, apresentam flores perfeitas que contêm estruturas masculinas e femininas em uma única flor. As plantas monoicas, como os arbustos das avelãs, apresenta flores masculinas e femininas separadas, mas cada planta contém ambos os tipos de flores. As plantas dioicas, como a *Silene latifolia*, são compostas por alguns indivíduos com apenas flores masculinas e outros, somente com flores femininas.

Algumas plantas têm flores masculinas e femininas separadas. As plantas com flores masculinas e femininas separadas no mesmo indivíduo são conhecidas como **monoicas**; por exemplo, toda aveleira (*Corylus americana*) apresenta flores masculinas e femininas. Quando apresenta apenas flores masculinas ou femininas, a espécie é conhecida como **dioica**; por exemplo, a assobios *Silene latifolia* é uma flor selvagem composta por alguns indivíduos que produzem apenas flores masculinas, e outros que apresentam apenas flores femininas. Embora hermafroditas com flores perfeitas representem mais de 2/3 das espécies de plantas com flores, quase todos os padrões sexuais imagináveis são conhecidos. As populações de algumas espécies de plantas podem ser compostas por uma mistura complexa de indivíduos hermafroditas, masculinos, femininos e monoicos. Em outras espécies, determinados indivíduos de plantas produzem tanto flores perfeitas quanto flores que são apenas masculinas ou femininas.

COMPARANDO ESTRATÉGIAS

Esperaríamos que a seleção natural favorecesse a estratégia reprodutiva com maior aptidão. Por exemplo, em organismos como as plantas com flores, uma planta poderia evoluir para gerar flores masculinas, femininas ou hermafroditas. Para determinar quando a evolução deve favorecer sexos separados ou hermafroditas, é necessário comparar a quantidade de aptidão que um indivíduo ganharia ao investir em reprodução apenas masculina e apenas feminina *versus* a quantidade de aptidão que ganharia ao investir tanto em reprodução masculina quanto feminina. Como ilustrado na Figura 9.7, se um indivíduo masculino pode investir na função feminina e obter muita aptidão feminina enquanto perde pouca aptidão masculina, então a seleção vai favorecer a evolução de hermafroditas. Um cenário semelhante pode ser considerado para um indivíduo feminino que adicione função masculina. Isso ocorre porque a aptidão total como hermafrodita por meio da função masculina acrescida da feminina excede a aptidão de ser apenas masculino ou feminino. No caso das flores, a estrutura floral básica e a maneira de exposição necessárias para atração dos polinizadores (para aquelas espécies que dependem deles) já estão corretamente posicionadas em flores masculinas e femininas. Em comparação com os grandes

benefícios, isso deve tornar relativamente pequeno o custo de adicionar uma função sexual. Como vimos anteriormente, aproximadamente 2/3 de todas as espécies de plantas com flores são hermafroditas.

Monoicia Plantas com flores masculinas e femininas separadas no mesmo indivíduo.

Dioicia Plantas somente com flores masculinas ou femininas em um indivíduo.

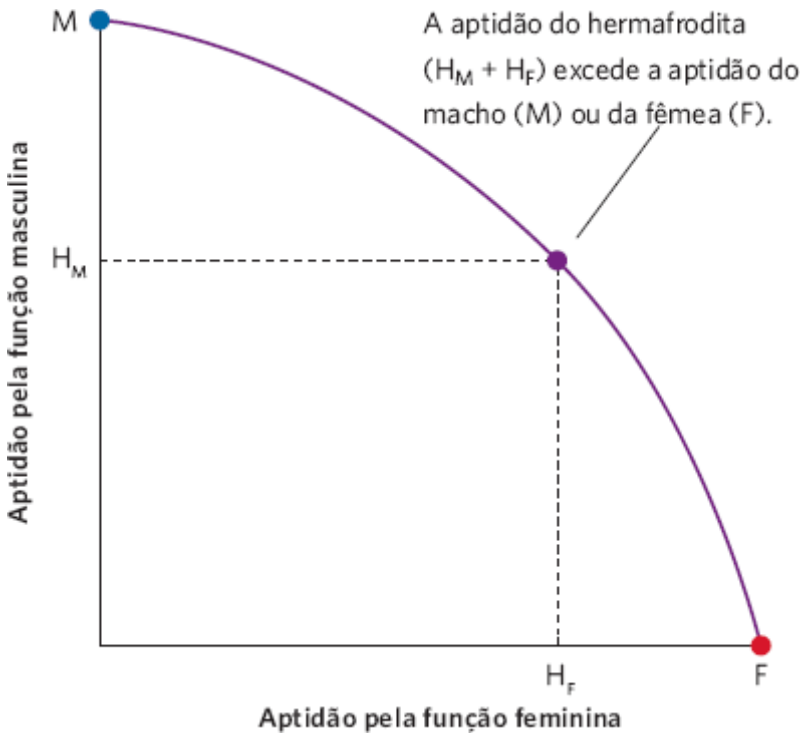


Figura 9.7 Quando os hermafroditas apresentam vantagem de aptidão sobre sexos separados. Quando indivíduos masculinos ou femininos são capazes de adicionar a outra função sexual com pequeno declínio da função original, eles podem alcançar uma aptidão total maior ao serem hermafroditas em vez de apenas macho ou fêmea. Neste exemplo, a aptidão de um hermafrodita se iguala à aptidão derivada da função masculina (H_M) somada a aptidão oriunda da função feminina (H_F).

Em alguns casos, o custo de aptidão ao investir em uma segunda função sexual é muito alto para ser compensado pelos benefícios de ser hermafrodita. A Figura 9.8 ilustra como uma redução da função feminina pode possibilitar um investimento na função masculina; no entanto, a aptidão total é menor que o arcado pelos machos e fêmeas se eles mantivessem uma única função sexual. Por exemplo, a função sexual em animais complexos exige gônadas, ductos e outras estruturas para transmissão dos gametas. Ainda, em muitos animais, ser macho requer enormes gastos de tempo e energia para atração de parceiras e luta com outros machos; enquanto ser fêmea necessita de especializações para produção de ovos ou tempo e energia para cuidar da prole. Uma vez que tais custos podem ser muito elevados, poderíamos prever que o hermafroditismo deve ocorrer apenas raramente nas espécies de animais que ativamente buscam companheiros e dedicam-se ao cuidado com a prole. Por outro lado, poderíamos prever que o hermafroditismo deve ocorrer comumente nos animais aquáticos sedentários que se reproduzem simplesmente pela dispersão de seus gametas na água. Pesquisadores encontraram evidências que sustentam ambas as previsões.

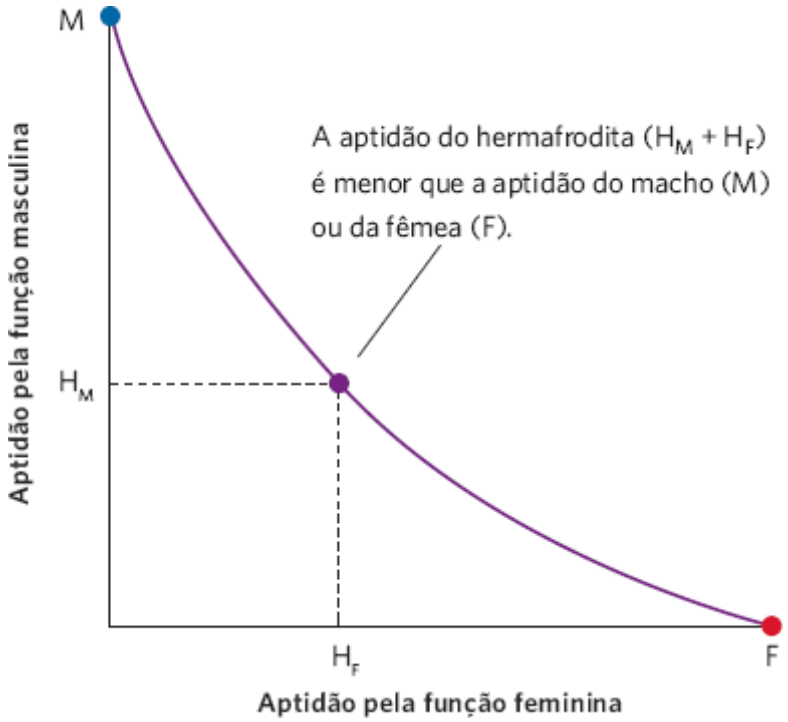


Figura 9.8 Quando sexos separados apresentam vantagem de aptidão sobre os hermafroditas. Quando indivíduos masculinos ou femininos adicionam a outra função sexual e sofrem um declínio grande da função sexual original, eles podem alcançar uma aptidão total maior ao permanecer com sexos separados em vez de ser um hermafrodita. Neste exemplo, a aptidão de um hermafrodita se iguala à aptidão derivada da função masculina (H_M), somada a aptidão oriunda da função feminina (H_F).

AUTOFERTILIZAÇÃO *VERSUS* CRUZAMENTODE HERMAFRODITAS

Um dos desafios para indivíduos que apresentam tanto função masculina quanto feminina é o problema da *autofertilização*. Autofertilização, também conhecida como *selfing*, ocorre quando um indivíduo usa seus gametas masculinos para fertilizar seus próprios gametas femininos. Como discutido no Capítulo 4, a autofertilização impõe um custo de aptidão devido à depressão por endogamia. Dessa maneira, a seleção deve favorecer indivíduos que não usem autofertilização quando tiverem oportunidade de procriar com outros indivíduos – uma estratégia conhecida como *exogamia*. Algumas espécies evitam os problemas da autofertilização por serem hermafroditas sequenciais. Por exemplo, o bodião-de-cabeça-azul (*Thalassoma bifasciatum*), uma espécie de peixe comum em recifes de corais, pode ser funcionalmente feminino quando é um adulto pequeno; no entanto, depois torna-se funcionalmente masculino na vida, em um tamanho maior. De modo semelhante, se uma planta liberar os grãos de pólen de suas anteras antes de o estigma estar receptivo ao pólen, a flor não será capaz de se autopolinizar. Outras espécies contêm genes de autoincompatibilidade. Indivíduos com o mesmo genótipo autoincompatível (como um indivíduo cruzando com si mesmo) não podem gerar prole.

ESTRATÉGIAS MISTAS DE ACASALAMENTO

Conforme discutido no Capítulo 4, alguns hermafroditas utilizam uma mistura de estratégias de cruzamento. Quando um parceiro pode ser encontrado, o indivíduo prefere procriar pelo intercruzamento para evitar os custos da endogamia. Quando um parceiro desejado não puder ser encontrado, o indivíduo se autofertiliza. A autofertilização não vai fornecer tanta prole viável como na exogamia, mas é melhor que não se reproduzir de nenhum modo.

Em alguns casos, utilizar uma combinação de intercruzamento e autofertilização é uma resposta à falta de recursos. A atração de parceiros pode ser cara em termos energéticos, como é o caso de plantas que produzem néctar para atrair polinizadores. Por exemplo, nas plantas do gênero *Impatiens*, a produção de flores com fecundação cruzada é mais cara energeticamente que a produção de flores com autofertilização, que não precisam investir em néctar para atrair polinizadores. Plantas que sofrem herbivoria de suas folhas têm menos energia para produzir flores com fecundação cruzada. Como resultado, tais plantas produzem maior quantidade de flores com autofertilização, como ilustrado pelos dados da *Impatiens* na Figura 9.9.

As razões sexuais da prole geralmente são equilibradas, mas podem ser modificadas pela seleção natural

Em organismos com sexos separados, a razão sexual entre filhotes machos e fêmeas é frequentemente de um para um. As exceções fornecem uma percepção interessante sobre as forças evolutivas que favorecem razões sexuais particulares na

prole de um indivíduo. Nesta seção, examinaremos os mecanismos que determinam se um filhote será macho ou fêmea. Em seguida, examinaremos as razões subjacentes para a ampla variedade de razões sexuais observadas na natureza.

MECANISMOS DE DETERMINAÇÃO DO SEXO

Nos capítulos anteriores, aprendemos que os fenótipos de organismos são geralmente determinados por uma combinação de genética e ambiente. O sexo da prole não é diferente, embora a influência da genética e o ambiente no sexo da progênie sejam diferentes entre as espécies.

Determinação genética do sexo

Em mamíferos, aves e muitos outros organismos, o sexo é determinado por herança dos cromossomos sexuais específicos. Na maioria dos mamíferos, as fêmeas têm dois cromossomos X, enquanto os machos têm um cromossomo X e um cromossomo Y. As aves têm o padrão oposto de determinação sexual genética: os machos têm duas cópias do cromossomo Z, enquanto as fêmeas um cromossomo Z e um W. Em ambos os casos, o sexo que apresenta dois cromossomos diferentes (machos de mamíferos e fêmeas de aves) produz uma quantidade de gametas aproximadamente igual com cada um dos cromossomos sexuais. Em média, metade da progênie nessas populações será fêmea e a outra metade, macho.

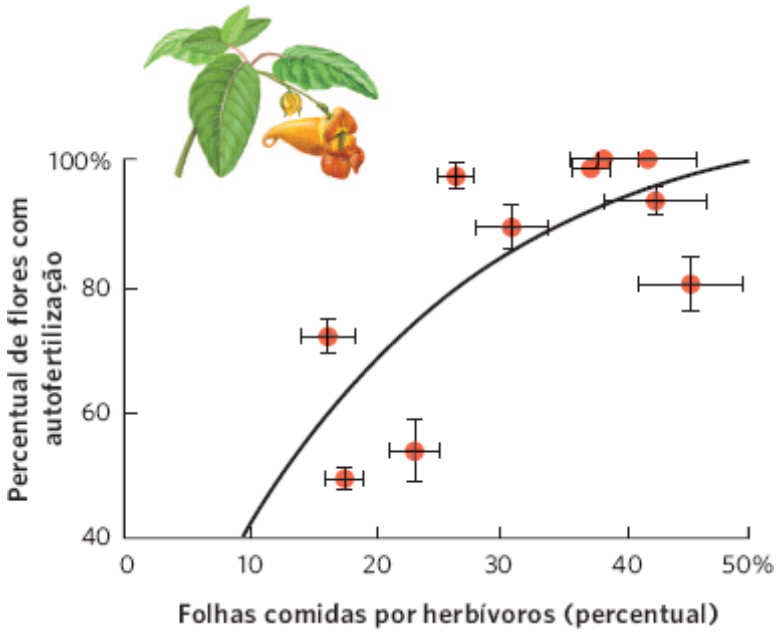


Figura 9.9 Estratégias mistas de reprodução na Impatiens. Em um levantamento de populações, aquelas com maior incidência de herbivoria também produziram maior proporção de flores com autofertilização e, assim, menor proporção de flores com fecundação cruzada. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Steets AA, Ashman TL. Herbivory alters the expression of a mixed-mating system, *American Journal of Botany* 2004; 91: 1046-1051.)

Em insetos, a determinação genética do sexo é alcançada de maneiras variadas. Em gafanhotos e grilos, por exemplo, todos os indivíduos são diploides; contudo, as fêmeas têm dois cromossomos sexuais, enquanto os machos, apenas um. Em abelhas melíferas e outros membros de sua ordem, incluindo outras abelhas, formigas e vespas, o sexo é determinado se um óvulo é fecundado. Os óvulos fertilizados, que recebem dois conjuntos de cromossomos, tornam-se fêmeas, enquanto óvulos não fertilizados tornam-se machos.

Determinação ambiental do sexo

Em algumas espécies, o sexo é amplamente determinado pelo ambiente em um processo conhecido como **determinação ambiental do sexo**. Nos répteis, incluindo diversas espécies de tartarugas, lagartos e jacarés, o sexo de um indivíduo é determinado pela temperatura na qual o ovo se desenvolve. Em tartarugas, os embriões incubados em temperaturas baixas costumam gerar machos, enquanto aqueles incubados em temperaturas mais altas produzem fêmeas. O inverso é geralmente verdadeiro em jacarés e lagartos. Esse tipo de determinação sexual pelo ambiente é conhecido como *determinação sexual dependente da temperatura*. Uma vez que o genótipo tem a habilidade de produzir múltiplos fenótipos, a determinação sexual dependente da temperatura é um tipo de plasticidade fenotípica.

Determinação ambiental do sexo Processo no qual o sexo é determinado majoritariamente pelo ambiente.

Durante décadas, os biólogos têm questionado se a determinação sexual dependente da temperatura seria adaptativa. Por exemplo, a determinação sexual dependente da temperatura seria adaptativa se as temperaturas que fazem os ovos se tornarem machos produzirem machos mais aptos e se as temperaturas que fazem os ovos se tornarem fêmeas produzirem as fêmeas mais adaptadas. Para testar essa hipótese, seria necessária a geração de prole feminina e masculina de ovos incubados ao longo de diferentes temperaturas. No entanto, como a temperatura é o principal fator que determina seu sexo, não é possível produzir naturalmente machos e fêmeas em cada temperatura e comparar seus desempenhos. Esse problema foi solucionado em 2008, em um estudo com o lagarto *Jacky dragon* (*Amphibolurus muricatus*). Nessa espécie de lagarto da Austrália, as fêmeas são geradas quando incubadas em temperaturas baixas e altas, enquanto ambos, machos e fêmeas, são produzidos quando incubados em temperaturas intermediárias. Por causa desse padrão, os pesquisadores podiam produzir fêmeas facilmente nas três temperaturas. Para gerar machos nas temperaturas mais altas e mais baixas, eles injetaram um hormônio inibidor que impedia os embriões de se tornarem fêmeas, anulando a resposta normal aos efeitos da temperatura. Essa manipulação possibilitou que os pesquisadores produzissem lagartos machos e fêmeas em todas as três temperaturas. Logo que os lagartos eclodiam, os animais eram separados em cercados de campo por 3 anos; ao final deste período, os pesquisadores determinaram a quantidade de filhotes produzidos pelos adultos que tinham sido incubados como ovos em diferentes temperaturas. Como mostrado na Figura 9.10, os machos incubados em temperatura intermediária produziram subsequentemente mais filhotes que aqueles incubados em temperaturas altas e baixas. As fêmeas incubadas em temperatura alta subsequentemente depositaram mais ovos que aquelas incubadas em temperaturas intermediárias, embora as incubadas em baixas temperaturas tenham depositado um número semelhante de ovos aos das fêmeas incubadas em temperaturas intermediárias. Esse foi um dos primeiros estudos em répteis que demostraram que a determinação do sexo dependente da temperatura parece ser adaptativa.

Nem todos os casos de determinação ambiental do sexo são estabelecidos pela temperatura. Em algumas espécies, a determinação sexual é definida pelo ambiente social no qual um indivíduo vive. Conforme mencionado em nossa discussão dos hermafroditas sequenciais, o bodião-de-cabeça-azul é um peixe de recife de coral capaz de mudar de fêmea para macho à medida que envelhece (Figura 9.11). Os bodiões-de-cabeças-azuis geralmente começam suas vidas como fêmeas e vivem em grandes cardumes com um ou dois machos dominantes. Se, por alguma razão, o macho dominante deixar o grupo ou morrer, a maior fêmea vai, então, mudar de sexo e passará a ser o novo macho dominante. Ser grande é importante para os machos, pois eles precisam defender o território de outros machos que tentem cruzar com as fêmeas do cardume.

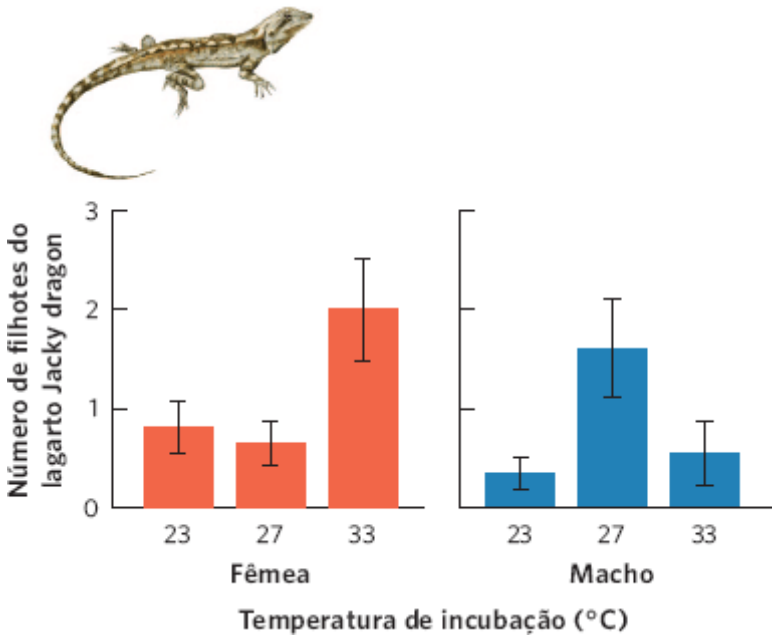


Figura 9.10 Determinação ambiental do sexo no lagarto Jacky dragon. Sob condições naturais, os ovos do lagarto tornam-se fêmeas sob temperaturas altas e baixas; os ovos tornam-se fêmeas e machos em temperaturas intermediárias. A aptidão da fêmea é maior naquelas incubadas em temperaturas altas; a aptidão do macho é maior naqueles incubados em temperaturas intermediárias. As barras de erro são erros padrões. (Dados de Warner DA, Shine R. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile, *Nature* 2008; 451: 566-569.)

Figura 9.11 Bodião-de-cabeça-azul. Os peixes jovens são tipicamente fêmeas e vivem em cardumes com um macho dominante. Se o macho deixar o grupo ou morrer, a maior fêmea se transformará em um novo macho dominante. (Fotografia de Barry B. Brown/wildhorizons.com)

RAZÃO SEXUAL DA PROLE

Agora que compreendemos os mecanismos que auxiliam a determinar o sexo da prole, é possível considerar os fatores que favorecem razões sexuais específicas da progênie. Cada vez mais, os biólogos entendem que uma fêmea pode ter uma grande influência nas razões sexuais de sua prole. Nas espécies cujos machos apresentam dois tipos diferentes de cromossomos sexuais, como nos mamíferos, os pesquisadores têm descoberto que as fêmeas de algumas espécies podem controlar quando um espermatozoide com o cromossomo X ou com o cromossomo Y é capaz de fertilizar seus óvulos. Nas espécies cujas fêmeas contenham dois tipos diferentes de cromossomos sexuais, como em aves, as fêmeas de algumas espécies podem determinar a razão sexual de sua prole controlando a fração dos óvulos que recebam o cromossomo Z *versus* o cromossomo W durante a meiose. Em insetos himenópteros (abelhas, vespas e formigas), a fêmea determina o sexo de sua prole ao fertilizar ou não seus óvulos.

Uma abordagem diferente para controlar a razão sexual da prole é por meio de aborto seletivo. No veado-vermelho (*Cervus elaphus*), por exemplo, as fêmeas adultas reproduzem-se no início do outono e dão à luz na primavera seguinte. Os filhotes machos são geralmente grandes quando nascem e necessitam de mais leite materno que as fêmeas. Como resultado, os filhos exigem um investimento maior da mãe em comparação com as filhas. Pesquisadores da Espanha analisaram os fetos de 221 veados-vermelhos coletados para determinar se a razão sexual era afetada pela idade da mãe (classificada como adulta, subadulta ou jovem) e se a razão sexual mudava durante o período da gestação. Como ilustrado na Figura 9.12A, as mães adultas produziram prole com razão sexual relativamente equilibrada. Por outro lado, mães jovens, que são menores e têm menos energia, tinham chance muito maior de gerar filhas com um custo energético menor. Em média, ao longo de todos os meses de coleta dos cervos, as mães jovens carregaram em torno de 25% de fetos machos e 75% de fetos fêmeas. Para determinar como as mães jovens alcançaram essa razão sexual desbalanceada, os pesquisadores examinaram mães jovens que foram criadas em meses diferentes ao longo do inverno, ilustrado na Figura 9.12B. Eles verificaram que as mães jovens inicialmente tinham uma prole com razão sexual equilibrada. À medida que o inverno avançava, entretanto, a proporção de fetos machos diminuiu consideravelmente, sugerindo que as mães jovens eram capazes de abortar seletivamente os fetos machos mais caros energeticamente à medida que a gestação prosseguia. Esse fenômeno não está restrito ao veado-vermelho; ele também é observado em outros mamíferos, tais como ratos e camundongos.

Independentemente de como a razão sexual é controlada, na maioria das espécies, a razão sexual de macho para fêmea na prole é relativamente equilibrada. Trata-se de uma razão produzida de modo padrão ou existem razões adaptativas para tal? Para responder a essa questão, nós podemos comparar as condições que favoreçam uma razão sexual de um para um com as condições que favoreçam um desvio dessa razão.

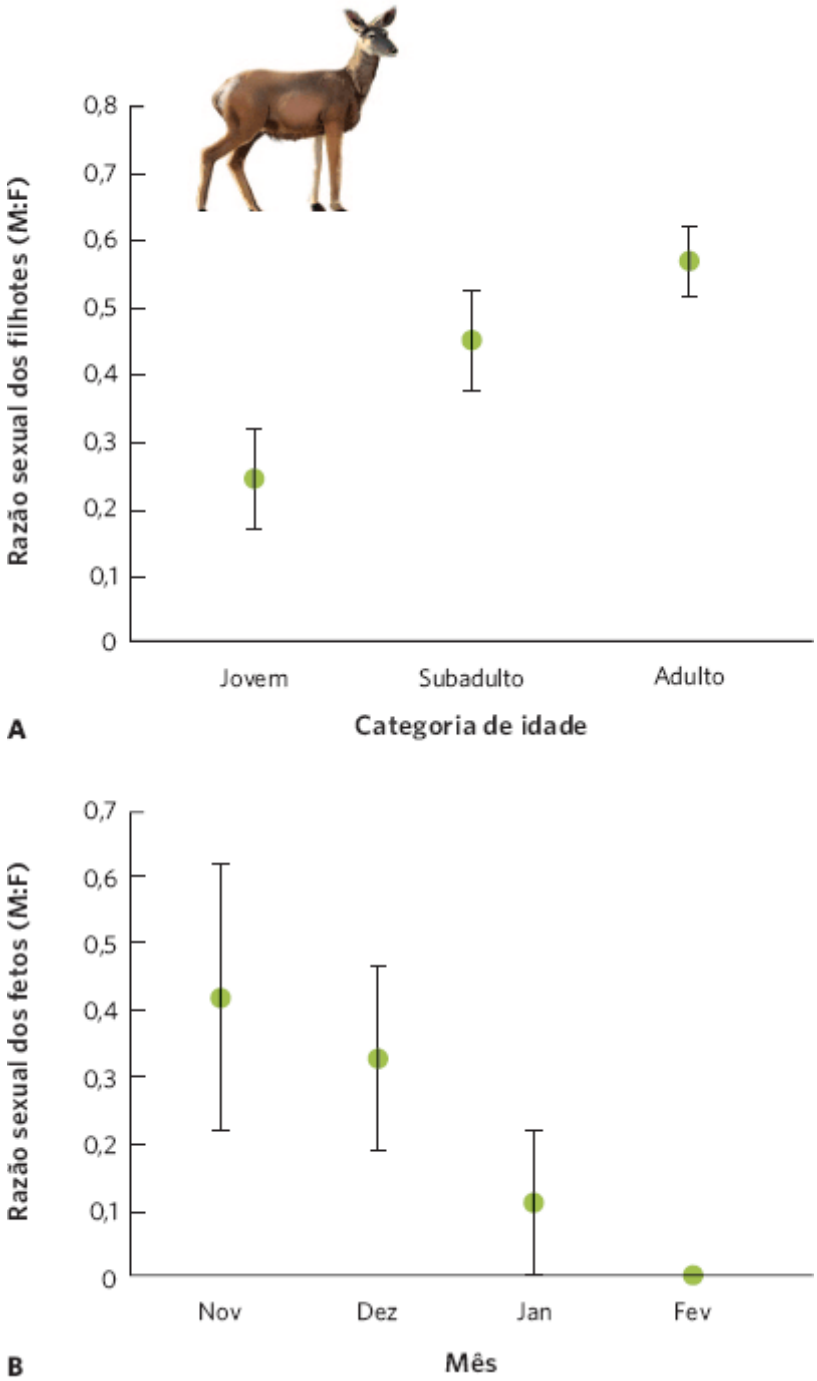


Figura 9.12 Razões sexuais da prole do veado-vermelho. **A.** Fêmea jovem produz pequena proporção de machos; essa proporção, no entanto, aumenta em veados mais velhos. **B.** Dentre as fêmeas jovens, a proporção de fetos machos é inicialmente alta, mas diminui à medida que a gestação avança ao longo do inverno e a fêmea seletivamente aborta os fetos machos. As barras de erro são erros padrões. (Dados de Landete-Castillejos T et al. Age-related foetal sex ratio bias in Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*): Are male calves too expensive for growing mothers? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2004; 56: 1-8.)

Seleção dependente da frequência

Para compreender como a seleção produz em uma razão sexual de um para um na maioria das espécies, é necessário considerar a melhor estratégia para um indivíduo sempre que a razão sexual pudesse se desviar do equilíbrio existente. Vamos imaginar, por exemplo, que uma população tivesse mais fêmeas que machos, e cada macho cruzasse com apenas uma fêmea. Nessa situação, algumas fêmeas permaneceriam sem cruzar. Um genitor que produzisse somente filhos teria maior aptidão que um genitor que produzisse uma quantidade equilibrada de filhos e filhas, pois algumas dessas filhas poderiam não encontrar parceiros sexuais. De modo semelhante, se uma população tivesse um excedente de filhos e um macho cruzasse com apenas uma fêmea, um genitor que produzisse somente filhas teria maior aptidão que aquele que gerasse uma quantidade equilibrada de filhos e filhas, pois alguns dos filhos poderiam não encontrar parceiros. Como é possível ver nesse exemplo, indivíduos de sexo menos abundante apresentam maior sucesso reprodutivo porque competem com poucos indivíduos do mesmo sexo para reprodução. Assim, sempre que a população tiver abundância de um sexo, a seleção natural vai favorecer quaisquer genitores que produzam filhotes do sexo menos abundante. Com o tempo, à medida que o sexo menos abundante torna-se mais comum e o sexo comum torna-se menos abundante, as populações tendem a se equilibrar em uma razão aproximadamente de um para um. Dessa maneira, a melhor estratégia de razão sexual para os pais

depende das frequências de machos e fêmeas em uma população. A evolução da razão sexual é denominada como o produto da **seleção dependente da frequência**, que ocorre quando a seleção natural favorece o fenótipo mais raro em uma população.

Razões sexuais altamente distorcidas

Vimos que a seleção natural favorece uma razão sexual de um para um. Em alguns casos, entretanto, podemos observar razões sexuais altamente desviadas. As vespas-do-figo (*Pegoscapus assuetus*) constituem um bom exemplo desse fenômeno. A fêmea dessa vespa pousa em uma inflorescência de uma figueira, carregando o pólen de outra figueira. Ela rasteja por uma pequena cavidade na inflorescência e então poliniza as flores; uma vez lá dentro, a fêmea deposita seus ovos nos frutos em desenvolvimento e morre em seguida. É fascinante que seus ovos podem ser formados por até 90% de fêmeas. De modo semelhante às abelhas, que discutimos no início deste capítulo, as vespas podem facilmente ajustar a razão sexual de sua prole, porque os ovos fertilizados se tornam fêmeas, enquanto os não fertilizados passam a ser machos. Uma vez que os ovos eclodem, as larvas se alimentam do fruto e das sementes. As larvas sofrem metamorfose para vespas adultas e cruzam com seus irmãos enquanto ainda estão dentro da inflorescência. Os jovens machos cruzam com as fêmeas jovens, cavam um buraco na lateral e morrem em seguida. As fêmeas jovens fertilizadas escapam através da abertura e voam para polinizar novas flores.

Há alta proporção de filhas entre as vespas-do-figo porque a competição entre os machos pelas fêmeas ocorre entre irmãos. Tal fenômeno, conhecido como **competição local por acasalamentos**, acontece quando tal competição ocorre em uma área limitada, e apenas alguns machos são necessários para fertilizar todas as fêmeas. Quando somente uma mãe fertilizada entra em uma inflorescência de figueira, os únicos machos disponíveis para fertilizar suas filhas são seus filhos. Do ponto de vista da mãe, não importa qual filho vai passar adiantes seus genes para seus netos. Um filho pode fertilizar diversas filhas, o que significa que não há benefício na aptidão em ter vários filhos. A aptidão da mãe é, portanto, uma função de quantos ovos podem ser produzidos por suas filhas, de modo que é do maior interesse da mãe produzir muitas filhas e apenas o suficiente de filhos para fecundar aquelas filhas. Como é possível observar na Figura 9.13, quando as opções de acasalamento são restritas, de modo que os únicos parceiros disponíveis para as filhas são seus irmãos, as mães que produzem maior proporção de filhas que de filhos terão mais netos e, assim, maior aptidão evolutiva.

Seleção dependente da frequência Quando o fenótipo mais raro em uma população é favorecido pela seleção natural.

Competição local por acasalamentos Acontece quando tal competição ocorre em uma área limitada, e apenas alguns machos são necessários para fertilizar todas as fêmeas.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Seleção dependente da frequência

Podemos compreender melhor a seleção dependente da frequência se, por outro lado, trabalharmos com um exemplo com números reais. O urubu-de-cabeça-preta (*Coragyps atratus*) é uma ave grande que se alimenta de carcaças de animais por quase todas as Américas do Norte e do Sul. A fêmea do urubu normalmente deposita dois ovos no seu ninho.

Se uma população for composta de cinco fêmeas e dois machos, e assumirmos que um macho possa cruzar com mais de uma fêmea, quantas cópias de genes, em média, cada macho e fêmea fornece para a próxima geração?

Número total de ovos = 10

Aptidão média da fêmea = 10 cópias de genes de fêmea ÷ 5 fêmeas = 2 cópias de genes/fêmea

Aptidão média do macho = 10 cópias de genes de macho ÷ 2 machos = 5 cópias de genes/macho

Se uma população for composta de cinco fêmeas e oito machos, quantas cópias de genes, em média, cada macho e fêmea fornece à próxima geração?

Número total de ovos = 10

Aptidão média da fêmea = 10 cópias de genes de fêmea ÷ 5 fêmeas = 2 cópias de genes/fêmea

Aptidão média do macho = 10 cópias de genes de macho ÷ 8 machos = 1,25 cópia de genes/macho

Nesse exemplo, você pode ver que quando machos representam o sexo menos abundante, eles apresentam a maior aptidão. Quando as fêmeas representam o sexo menos abundante, elas apresentam a maior aptidão.

EXERCÍCIO Usando as mesmas condições anteriores, calcule o número de cópias de genes por macho e por fêmea sob os dois cenários a seguir:

1. Quatro machos e cinco fêmeas.
2. Seis machos e cinco fêmeas.

Dados os quatro cenários que exploramos, qual razão sexual será favorecida pela seleção natural a longo prazo?

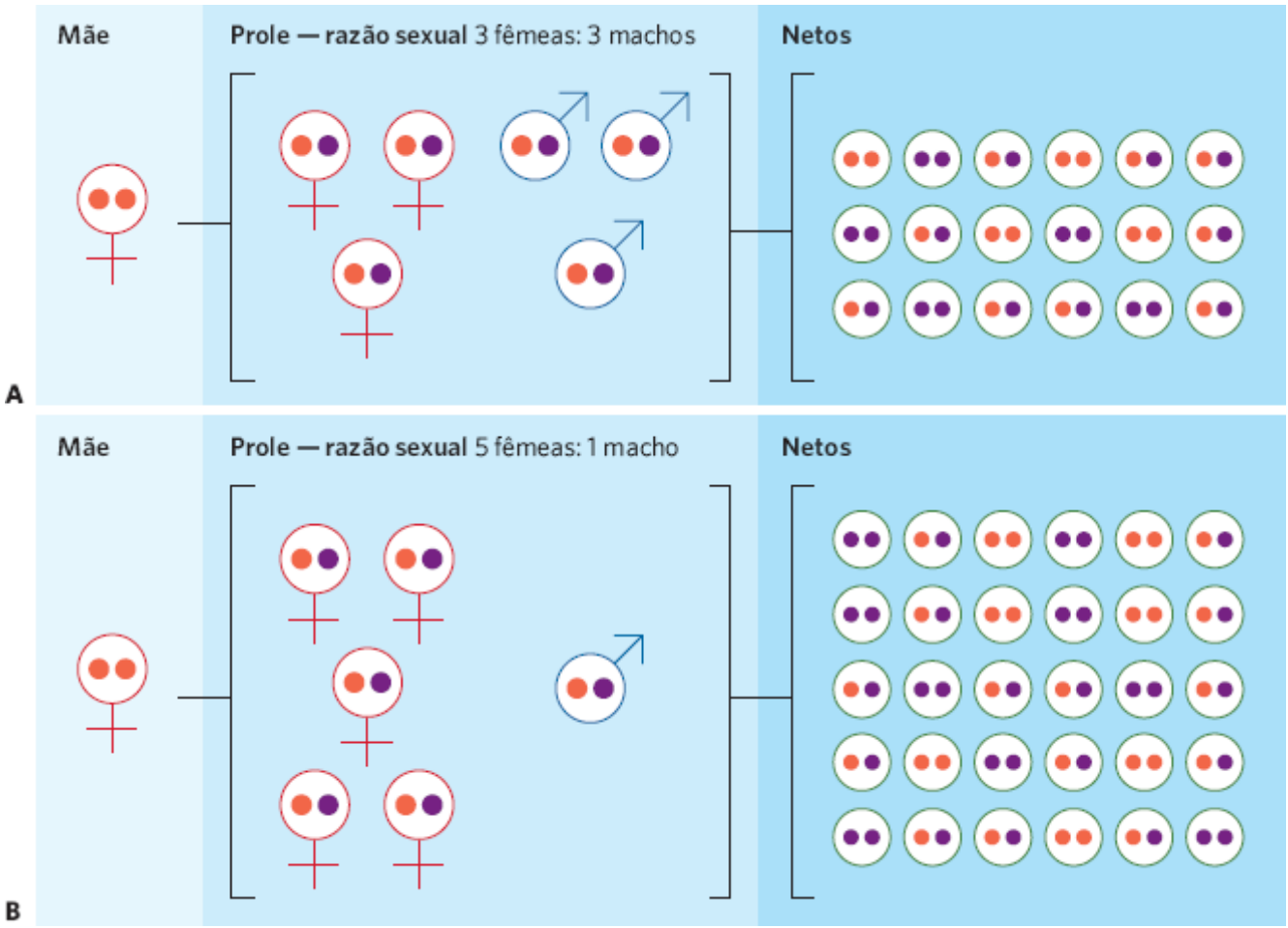


Figura 9.13 O efeito de diferentes razões sexuais na aptidão da mãe. Quando um filho pode cruzar com diversas filhas em uma população isolada, a razão sexual da prole da mãe vai afetar a quantidade de netos da próxima geração que pode ser produzida. Nesse exemplo, assumimos que cada fêmea pode gerar seis filhotes. **A.** Se a mãe produzir três filhas e três filhos, 18 netos podem ser produzidos. **B.** Se a mãe gerar cinco filhas e um filho, 30 netos podem ser gerados.

Algumas vezes, entretanto, duas ou mais fêmeas depositam seus ovos na mesma inflorescência. Nessa situação, os filhos machos de uma mãe podem cruzar tanto com suas irmãs quanto com as filhas de outras mães. Quando isso ocorre, uma mãe vai obter maior aptidão se ela produzir filhos extras, de modo que ela tenha o suficiente para fertilizar todas as fêmeas naquela inflorescência. Como esperado, os pesquisadores observam que, quando uma inflorescência de figueira tem mais de uma mãe, elas depositam maior quantidade de ovos masculinos.

Os sistemas de acasalamento descrevem o padrão de acasalamento entre machos e fêmeas

Embora muitas espécies de algas e fungos tenham gametas de tamanhos semelhantes, os animais e as plantas produzem esperma que é uma fração do tamanho dos óvulos. Esse esperma menor necessita de muito menos energia para ser produzido que um óvulo. Por causa dessa diferença, o sucesso reprodutivo de uma fêmea depende tanto do número de óvulos que pode gerar quanto da qualidade de parceiros que pode encontrar. Uma vez que a maioria dos machos pode produzir milhões de espermatozoides, o sucesso reprodutivo de um macho geralmente depende de quantas fêmeas ele possa fertilizar. Nesta seção, discutiremos o **sistema de acasalamento** das espécies, que descreve o número de parceiros que cada indivíduo tem e a duração da relação entre eles. Assim como as razões sexuais, o sistema de acasalamento de uma população está sujeito à seleção natural. Consequentemente, os sistemas de acasalamento são frequentemente um produto das condições ecológicas sob as quais as espécies vivem. A Figura 9.14 ilustra os quatro sistemas de acasalamento: promiscuidade, poliandria, poliginia e monogamia.

Sistema de acasalamento O número de parceiros que cada indivíduo tem e a duração da relação entre eles.

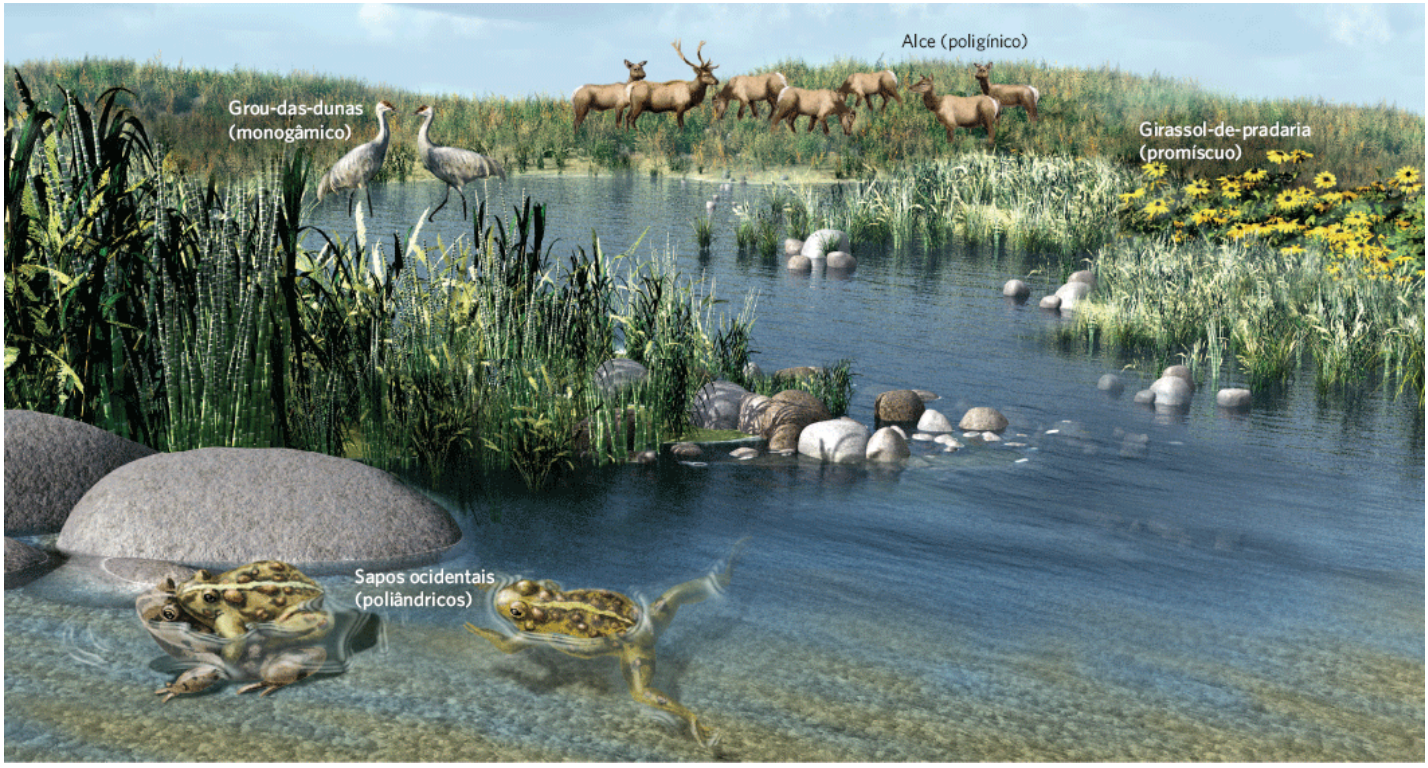


Figura 9.14 Sistemas de acasalamento. A promiscuidade ocorre nas espécies de plantas com fecundação cruzada, como o "girassol-de-pradaria" (*Helianthus petiolaris*). A poliginia existe quando um macho acasala com diversas fêmeas, como no alce (*Cervus canadensis*). A poliandria ocorre quando uma fêmea acasala com diversos machos, como é o caso do sapo ocidental (*Anaxyrus boreas*). Sempre se acreditou que a monogamia fosse a regra em 90% de todas as aves, como o grou-das-dunas (*Grus canadensis*); contudo, análises genéticas recentes confirmaram que a maioria das espécies de aves, na verdade, realiza cópulas extrapar.

PROMISCUIDADE

A **promiscuidade** é um sistema de acasalamento no qual os indivíduos copulam com múltiplos parceiros e não criam um vínculo social duradouro. Entre os táxons de animais como um todo, a promiscuidade é, de longe, o sistema de acasalamento mais comum. A promiscuidade é universal entre plantas com fecundação cruzada, porque elas enviam pólen para fertilizar os óvulos de vários indivíduos e recebem pólen também de diversos indivíduos.

Quando os animais liberam óvulos e esperma diretamente na água, ou quando pólen é disperso ao vento, muito da variação no sucesso do acasalamento é aleatório. Se um dado espermatozoide é o primeiro a encontrar um óvulo, isso é, em grande parte, devido ao acaso. Contudo, quando machos atraem ou competem por parceiras, o sucesso reprodutivo pode ser influenciado por fatores como o tamanho corporal e a qualidade da apresentação no cortejo. Até mesmo quando a fertilização é aleatória, os machos que produzem a maior parte do esperma ou pólen e os que produzem o esperma ou pólen mais competitivos estão destinados a gerar a maioria da prole.

POLIGAMIA

Poligamia é o sistema de acasalamento no qual um único indivíduo de um sexo forma vínculos sociais duradouros com mais de um indivíduo do sexo oposto. Mais frequentemente, um macho acasala com mais de uma fêmea, o que é chamado **poliginia**. Em algumas espécies, a poliginia desenvolve-se quando machos competem por fêmeas e todas elas preferem apenas os melhores machos. Nesse caso, os machos maiores e mais saudáveis podem se acasalar com a ampla maioria das fêmeas. A poliginia também pode se desenvolver quando um macho é capaz de defender um grupo de fêmeas de outros machos ou quando um macho pode defender um fragmento com recursos atrativos a várias fêmeas. O guanaco, um parente do camelo que vive na região da Patagônia na América do Sul, é um exemplo. O solo na Patagônia é geralmente seco, com fragmentos de *habitat* úmido onde crescem plantas nutritivas que os guanacos preferem comer. Quando um macho de guanaco protege um fragmento úmido de outros machos, ele se torna capaz de acasalar com muitas das fêmeas que vêm ao fragmento úmido para comer as plantas.

Promiscuidade Sistema de acasalamento no qual os machos copulam com várias fêmeas (e as fêmeas, com vários machos), e eles não criam um vínculo social duradouro.

Poligamia Um sistema de acasalamento no qual um único indivíduo de um sexo forma vínculos sociais duradouros com mais de um indivíduo do sexo oposto.

Poliginia Sistema de acasalamento no qual um macho cruza com mais de uma fêmea.

O oposto da poliginia é a **poliandria**, um sistema de acasalamento no qual uma única fêmea cruza com vários machos. O caso da abelha rainha no início deste capítulo é um exemplo de poliandria, pois ela cruza com diversos zangões. A poliandria geralmente ocorre quando a fêmea está em busca de esperma geneticamente superior ou recebeu benefícios materiais de cada macho com quem se acasala. Por exemplo, em algumas espécies de insetos, incluindo algumas borboletas, a fêmea recebe um pacote nutricional de alimento (conhecido como *espermatóforo*) de um macho. A fêmea utiliza a proteína do espermatóforo para gerar seus ovos. Em espécies poliândricas, quanto mais espermatóforos a fêmea puder coletar, mais ovos ela pode produzir.

MONOGAMIA

A **monogamia** é um sistema de acasalamento no qual um vínculo social entre um macho e uma fêmea persiste ao longo do tempo necessário para criar a prole. Em alguns casos, o vínculo pode durar até a morte de um dos parceiros. A monogamia é favorecida quando os machos contribuem significativamente para criar a progênie, como quando a ajuda de uma ave macho capacita seus filhotes a crescer e sobreviver muito melhor do que o fariam sem sua ajuda. Desse modo, seu cuidado parental aumenta sua aptidão. O vínculo social com apenas um único indivíduo ocorre em cerca de 90% das espécies de aves, porque os machos podem oferecer o mesmo cuidado que as fêmeas, tais como chocar os ovos, obter alimentos para os filhotes e protegê-los de predadores. Nos mamíferos, contudo, menos de 10% das espécies têm vínculo social com apenas um único indivíduo. Como os mamíferos machos não podem fornecer o mesmo cuidado parental que as fêmeas, particularmente devido à lactação, o crescimento e a sobrevivência dos filhotes de mamíferos dependem menos da presença do macho.

Durante décadas, os ecólogos observaram que muitas espécies de aves têm um único parceiro, com o qual elas cruzam e criam a prole. Esse macho representa seu único vínculo social. Com o desenvolvimento de novas tecnologias de DNA, os cientistas começaram a examinar as relações genéticas entre pais e filhotes e descobriram que os filhotes em um mesmo ninho frequentemente têm pais diferentes. Isso significa que a mãe copulou com outros machos. Embora essas fêmeas tivessem um vínculo social com apenas um macho, elas estavam na verdade cruzando com outros machos – um comportamento conhecido como **copulação extrapar**. Em algumas espécies monogâmicas, 1/3 ou mais das ninhadas contém filhotes gerados por outro macho (em geral, um macho em um território vizinho). Uma vez que os machos vizinhos também têm um vínculo social com suas próprias parceiras, tanto os machos quanto as fêmeas realizam cópulas extrapar. Graças ao desenvolvimento de tecnologias de DNA, agora sabemos que 90% das espécies de aves, que acreditávamos serem monogâmicas, de fato, se envolvem em cópulas extrapar.

As cópulas extrapar certamente aumentam a aptidão dos machos vizinhos, mas como esse comportamento aumenta a aptidão da fêmea? Uma maneira seria se o seu sucesso reprodutivo fosse aumentado pela geração de maior variabilidade genética entre seus filhotes, de modo que ao menos um deles poderia se adaptar melhor às condições ambientais futuras. Ela também poderia se beneficiar se os machos vizinhos tivessem genótipos melhores que seu parceiro. Na ave conhecida como pisco-de-peito-azul (*Luscinia svecica*), por exemplo, as cópulas extrapar são comuns. Pesquisadores da Noruega analisaram a resposta imune dos filhotes cujo pai fosse o parceiro social da fêmea *versus* a do seu parceiro extrapar. Para fazer isso, os pesquisadores injetaram pequena quantidade de material exógeno (o qual é extraído do feijão comum) na asa de uma ave; em seguida, mediram o inchaço no local da injeção – quanto maior o inchaço, mais forte é a resposta imunológica da ave. Como mostrado na Figura 9.15, a quantidade de inchaço na asa foi maior na prole gerada por cópulas extrapar, o que demonstra que eles tiveram uma resposta imune mais forte. Isso sugere que as fêmeas buscam copulações extrapar como uma forma de obter genótipos superiores de outro macho e produzir filhotes com sistemas imunológicos superiores.

A participação de um macho em um vínculo social monogâmico não produz benefícios se sua parceira cruzar com outros machos. A ameaça da participação da fêmea em copulações extrapar causou a seleção de uma "**guarda de parceiro**", um comportamento no qual um parceiro impede que o outro realize copulações extrapar. Diversos comportamentos de guarda de parceiro se desenvolveram. Em algumas espécies, um indivíduo simplesmente fica próximo de seu parceiro e afasta outros potenciais pretendentes; enquanto, em outros casos, o parceiro faz com que cruzamentos futuros sejam fisicamente impossíveis. Em 2004, por exemplo, pesquisadores descobriram que a aranha-tecelã-de-esfera-dourada (*Argiope aurantia*) insere seus apêndices de transferência de esperma nas duas aberturas do sistema reprodutivo feminino. Em poucos minutos de transferência do esperma, o coração do macho para e ele morre com seus apêndices ainda presos

dentro da fêmea, tornando impossível que ela acasale novamente. Tais adaptações são eficientes em reduzir a probabilidade de um parceiro cruzar com outro.

Poliandria Sistema de acasalamento no qual uma fêmea cruza com mais de um macho.

Monogamia Sistema de acasalamento no qual um vínculo social entre um macho e uma fêmea persiste pelo período necessário para criar a prole.

Copulação extrapar Quando um indivíduo que tem um vínculo social com um parceiro também copula com outros indivíduos.

Guarda de parceiro Comportamento no qual um parceiro impede que o outro realize copulações extrapar.

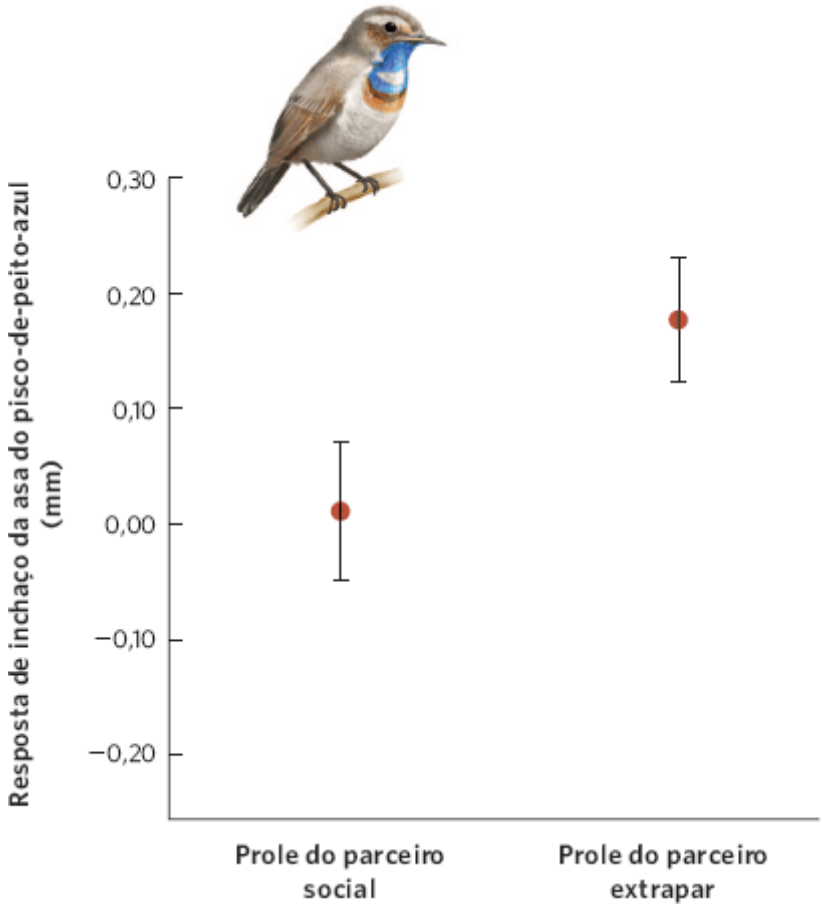


Figura 9.15 Benefícios femininos das copulações extrapar. Em piscos-de-peito-azul, a força do sistema imune pode ser medida em termos de um inchaço na asa quando um derivado químico das plantas é injetado nela. Respostas maiores de inchaços nas asas indicam sistemas imunes mais fortes. As barras de erro são desvios padrões. (Dados de Johnsen A, Andersen V, Sunding C, Lifjeld JT. Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations, *Nature* 2000; 406: 296-299.)

Os diversos sistemas de acasalamento são um produto da seleção natural e são moldados pelas condições ecológicas nas quais cada espécie vive. Uma vez que esses sistemas de acasalamento frequentemente envolvem a atração de um parceiro ou a defesa contra outros membros do mesmo sexo, a seleção natural também causou a evolução de muitos atributos específicos do sexo, como veremos na próxima seção.

A seleção sexual favorece os atributos que facilitam a reprodução

Vimos que o sucesso reprodutivo de um macho costuma ser determinado pela quantidade de fêmeas com as quais pode cruzar; enquanto o sucesso reprodutivo de uma fêmea é geralmente determinado pela qualidade dos machos que podem fertilizar seu número limitado de óvulos. Isso significa que as fêmeas deveriam ser geralmente quem escolhe o parceiro sexual; mas o que exatamente ela deve escolher? Em linhas gerais, as fêmeas devem selecionar os machos que aumentem mais sua aptidão. Ela deve escolher o macho com o melhor genótipo ou aquele com mais recursos para ela e sua prole.

Como são as fêmeas quem escolhem, os machos devem competir fortemente entre si pela oportunidade de cruzar. Essa competição intensa entre machos por parceiras resultou na evolução de atributos masculinos que são usados ou para atrair fêmeas, ou em combates e disputas entre machos. A seleção natural para os atributos específicos de sexo relacionados com a reprodução é denominada **seleção sexual**. Nesta seção, vamos explorar como machos e fêmeas desenvolveram diferentes

atributos como resultado da seleção sexual, quais deles as fêmeas preferem para acasalamento e como os interesses de aptidão de machos e fêmeas podem causar conflitos entre os sexos.

DIMORFISMO SEXUAL

Um resultado da seleção sexual é o **dimorfismo sexual**, que é uma diferença no fenótipo entre machos e fêmeas da mesma espécie, como observado nas abelhas melíferas no início deste capítulo. O dimorfismo sexual inclui diferenças de tamanho corporal, ornamentação, cor e comportamento de cortejo. Os atributos relacionados com a fertilização (como as gônadas) são chamados de **características sexuais primárias**; enquanto os atributos relacionados com diferenças no tamanho corporal, ornamentações, coloração e cortejo são conhecidos como **características sexuais secundárias**.

O dimorfismo sexual pode evoluir devido a diferenças na história de vida entre os sexos, disputas entre machos ou escolha de parceiros pelas fêmeas. As diferenças de tamanho corporal são comuns entre os sexos de muitos animais, porque houve seleção para maior quantidade de gametas produzidos ou para o aumento do cuidado parental por um dos sexos. Em peixes e aranhas, por exemplo, a formação dos ovos está diretamente relacionada com o tamanho corporal. Essa seleção por uma produção maior de gametas nas fêmeas, sem a seleção simultânea por uma produção maior de esperma nos machos, poderia ser a causa subjacente do maior tamanho das fêmeas em relação aos machos em muitas espécies de peixes e aranhas (Figura 9.16).

O dimorfismo sexual também pode ocorrer quando os machos competem por parceiras. Nesse caso, a seleção favorecerá a evolução de armas para o combate. Tais armas incluem os chifres do alce macho, dos carneiros das montanhas e das esporas nas pernas de galos e perus. Quando a habilidade de luta também é aperfeiçoada pelo corpo maior, as disputas entre machos também podem favorecer a evolução de corpos masculinos maiores (Figura 9.17). Os machos que ganham esses combates têm chances maiores de se aproximar das fêmeas. O dimorfismo sexual também costuma surgir quando um sexo é exigente na seleção de um parceiro sexual. Como as fêmeas são o sexo exigente na maioria das espécies, a seleção feminina dos machos com atributos particulares pode causar a seleção sexual de atributos extremos.

Seleção sexual Seleção natural para atributos sexuais específicos relacionados com a reprodução.

Dimorfismo sexual A diferença no fenótipo entre machos e fêmeas da mesma espécie.

Características sexuais primárias Atributos relacionados com a fertilização.

Características sexuais secundárias Atributos relacionados com as diferenças entre os sexos em termos de tamanho corporal, ornamentações, coloração e cortejo.

Figura 9.16 Diferenças sexuais de tamanho. Na aranha-tecelã-de-esfera-dourada (*Nephila clavipes*), as fêmeas são muito maiores que os machos. (Fotografia de Millard H. Sharp/Photo Researchers, Inc.)

EVOLUÇÃO DA ESCOLHA FEMININA

A preferência de uma fêmea por atributos masculinos específicos deve estar relacionada com as características que aumentem sua aptidão. Em termos de aspectos gerais, podemos considerar dois tipos de preferências femininas: *benefícios materiais* e *benefícios não materiais*.

Figura 9.17 Armas masculinas. Em algumas espécies, como estes alces em Alberta, Canadá, os machos lutam uns com os outros pelo direito de acasalar com as fêmeas. Disputas repetidas causam a seleção de armas maiores, como grandes chifres. (Fotografia de James Hager/Robert Harding/Newscom.)

Os benefícios materiais são aqueles itens físicos que um macho pode fornecer à fêmea, como um local para criar os filhotes, um território de melhor qualidade ou alimento abundante. Nesses casos, a vantagem para a fêmea é clara – local para criar a prole e recursos para produzir ovos e alimentar os filhotes devem aumentar a aptidão de uma fêmea.

Para os cientistas, foi mais que um desafio entender as escolhas femininas quando elas não recebem nenhum benefício material dos machos. Se a escolha da fêmea for uma adaptação, então deve haver alguma vantagem. Uma das primeiras demonstrações da escolha feminina de atributos masculinos na natureza, que não forneciam benefícios materiais, veio de um estudo do comprimento da cauda dos machos da ave viúva-rabilonga (*Euplectes progne*), uma espécie pequena, polígínica que habita os campos abertos da África Central. As fêmeas têm pintas marrons, cauda curta e cor castanho-claro. Por outro lado, durante a temporada de acasalamento, os machos são pretos, com uma mancha vermelha no início da asa e apresentam uma cauda de meio metro de comprimento, que é exibida de maneira notável em voos de cortejo (Figura 9.18A). Os machos de maior sucesso podem atrair até meia dúzia de fêmeas para nidificar em seu território; contudo, os machos não dispõem de cuidado parental à sua prole. Para determinar o que as fêmeas escolhem, os pesquisadores cortaram as penas da cauda de alguns machos para diminuí-las e as colaram às extremidades das penas das caudas de outros machos para aumentá-las. Como é possível observar na Figura 9.18B, os machos com caudas artificialmente alongadas atraíram significativamente mais fêmeas que aqueles com caudas encurtadas ou inalteradas. Isso sugere que, embora o comprimento da cauda não tenha efeitos na habilidade de um macho de manter seu território, as fêmeas escolhem os parceiros com base no comprimento da cauda.

Por que as fêmeas escolheriam um macho com base em um atributo como o comprimento da cauda? De acordo com a **hipótese dos bons genes**, um indivíduo escolhe um parceiro com um genótipo superior. No sapo-de-árvore-cinzento, por exemplo, as fêmeas preferem os machos que podem produzir os chamados de acasalamento mais longos. Chamados longos somente podem ser produzidos por sapos maiores e mais saudáveis. Se o tamanho e a saúde do macho tiverem em grande parte uma base genética, escolher esse atributo poderia beneficiar os filhotes da fêmea. Realmente, quando os pesquisadores forçaram as fêmeas a cruzar com machos de chamados longos e curtos, a prole dos machos com chamados longos cresceu mais rapidamente que a daqueles com chamados curtos. Uma pesquisa subsequente, ilustrada na Figura 9.19, descobriu que a progênie de machos com chamados longos cresceu mais rápido, porque eles gastam mais tempo se alimentando em comparação com os filhotes dos machos com chamados curtos.

Hipótese dos bons genes A hipótese de que um indivíduo escolhe um parceiro que apresente um genótipo superior.

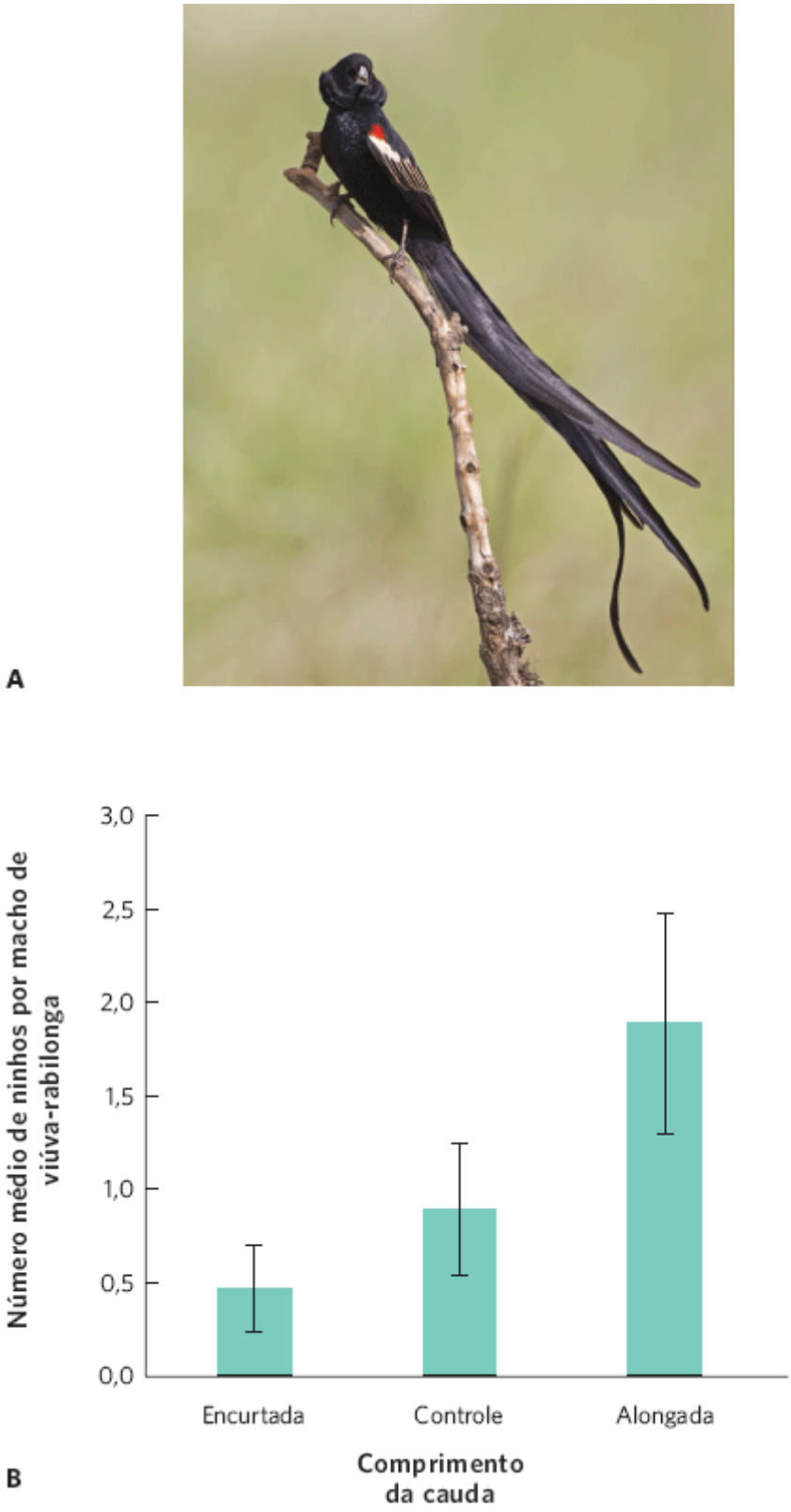


Figura 9.18 Macho de viúva-rabilonga. **A.** Durante a temporada de acasalamento, os machos apresentam caudas excepcionalmente longas. B. Quando os pesquisadores encurtaram as caudas dos machos, deixaram do mesmo tamanho ou as aumentaram, as fêmeas preferiram machos com caudas mais longas. As barras de erro são erros padrões. (Fotografia de FLPA/Dickie Duckett/age fotostock. Dados de Andersson M. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird, *Nature* 1982; 299: 818-820.)

De acordo com uma segunda hipótese, conhecida como **hipótese da boa saúde**, os indivíduos escolhem os parceiros mais saudáveis. Uma boa saúde poderia ser o resultado de uma genética superior ou de uma criação com recursos abundantes. Como resultado, a hipótese dos bons genes e a da boa saúde não são mutuamente excludentes. As fêmeas poderiam preferir machos saudáveis porque eles podem ser tanto geneticamente superiores quanto impor um risco mais baixo de transmitir diversos parasitas e doenças.

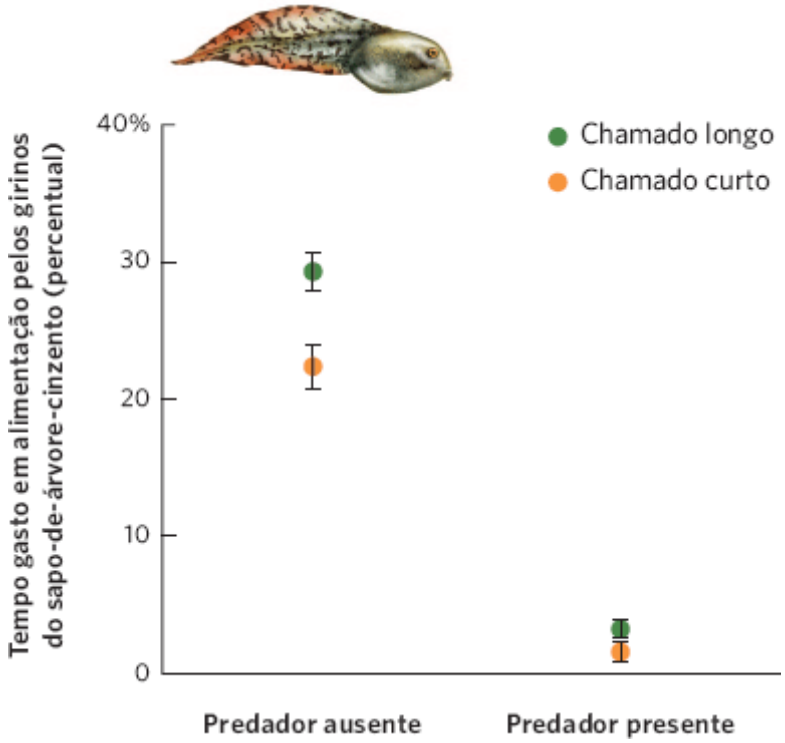


Figura 9.19 Bons genes. No sapo-de-árvore-cinzento, as fêmeas que escolheram os machos com chamados longos produziram prole que gastou mais tempo se alimentando que aquela dos machos de chamados curtos, independentemente da presença ou não de predadores. As barras de erro são erros padrões. (Dados de Doty GV, Welch AM. Advertisement call duration indicates good genes for offspring feeding rate in gray treefrogs, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2001; 49: 150-156.)

SELEÇÃO SEXUAL DESENFREADA (RUNAWAY)

Uma vez que a preferência da fêmea por um atributo masculino tenha se desenvolvido, o atributo pode continuar a evoluir ao longo do tempo. Por exemplo, se as fêmeas preferirem caudas mais longas em seus parceiros e houver variabilidade genética disponível para ser selecionada, caudas mais longas continuarão a se desenvolver nos machos. Quando a seleção pela preferência de um atributo sexual e a seleção por aquele atributo continuam a se reforçar uma à outra, o resultado pode ser uma **seleção sexual desenfreada (*runaway*)**. Acredita-se que essa seleção tenha favorecido a evolução de atributos extremos como as caudas de meio metro dos machos da viúva-rabilonga, as penas gigantes da cauda do pavão e outros ornamentos masculinos grandes como chifres, galhadas e presas. A seleção desenfreada continua até que os machos esgotem a variabilidade genética para o atributo ou até que os custos de aptidão de apresentar atributos extremos comecem a sobrepujar os benefícios reprodutivos.

PRINCÍPIO DO HANDICAP

Se características selecionadas sexualmente indicarem atributos intrínsecos à qualidade do macho (ao menos inicialmente, antes que a seleção sexual desenfreada ocorra), enfrentamos um paradoxo. Presumivelmente, atributos extremos sobrecarregam os machos pela necessidade de energia e recursos para mantê-los, e por tornarem os machos mais visíveis aos predadores. Se for esse o caso, é difícil imaginar como características extremas indicariam maior qualidade do macho.

Hipótese da boa saúde A hipótese de que um indivíduo escolhe os parceiros mais saudáveis.

Seleção sexual desenfreada (*runaway*) Quando a seleção pela preferência de um atributo sexual e a seleção por aquele atributo continuam a se reforçar.

Uma possibilidade intrigante é a de que características sexuais secundárias elaboradas dos machos atuem como desvantagens. Se um macho puder sobreviver com os atributos sexuais que requerem energia extra para serem formados ou que aumentem o risco de predação, tais características poderiam sinalizar um genótipo superior. Essa ideia, conhecida como o **princípio do *handicap***, argumenta que quanto maior a desvantagem que um indivíduo carrega, maior sua capacidade de compensá-la com outras qualidades superiores.

Um fator que poderia atrair as fêmeas para certos machos é uma alta resistência, de base genética, a parasitas e patógenos. Como se sabe, os parasitas evoluem rapidamente e, assim, continuamente impõem uma seleção pela resistência genética ao hospedeiro. Como os parasitas e os patógenos podem prejudicar o desenvolvimento de características sexuais secundárias, uma ave macho que tenha uma plumagem elaborada e chamativa poderia sinalizar às fêmeas que, como dispõe

de energia para formar penas elaboradas, pode resistir a parasitas e patógenos. Se essa resistência puder ser herdada pela prole dos machos, então as características sexuais secundárias são *sinais honestos* da superioridade genética dos machos, e indicam que apenas indivíduos com genes superiores podem resistir a parasitas e manter uma plumagem brilhante e vistosa.

Diversos estudos verificaram que parasitas e patógenos afetam a atratividade dos machos. Nos pombos-comuns (*Columba livia*) (também conhecidos como pombos), as aves recém-nascidas podem ser infectadas por ácaros (*Dermanyssus gallinae)* que vivem no ninho. Para determinar o efeito dos ácaros nos pombos jovens, pesquisadores fumigaram um conjunto de ninhos infectados para eliminar os parasitas; no entanto, não fizeram o mesmo com um segundo conjunto de ninhos. Os jovens de ninhos com ácaros apresentaram menores sobrevivência e crescimento que os outros (Figura 9.20). Outros pesquisadores que examinaram os efeitos de piolhos nessa espécie de pombo descobriram que as fêmeas preferem machos sem piolhos em vez de machos infestados em uma razão de três para um. Nos faisões-de-pescoço-anelado (*Phasianus colchicus*), as fêmeas preferem machos com esporões maiores em suas pernas. Esporões maiores estão relacionados geneticamente com os genes do grande complexo de histocompatibilidade (MHC) que influenciam a suscetibilidade à doença. Os machos com esporões maiores apresentam alelos MHC que estão ligados a vidas mais longas. Assim, as fêmeas que escolhem se acasalar com os machos de esporões maiores devem produzir uma prole com maior probabilidade de sobreviver até se reproduzir quando adulta.

Figura 9.20 Efeito de ácaros em pombos. Os pombos à esquerda foram criados em ninhos fumigados para reduzir a população de ácaros. Os pombos à direita foram criados durante o mesmo período, porém em ninhos que não foram fumigados e tinham populações maiores de ácaros. As infestações de ácaros causaram sobrevivência menor, crescimento mais lento e ausência de penas em partes do corpo. (Fotografia de Dale H. Clayton.)

CONFLITO SEXUAL

Acreditava-se que decisões de acasalamento serviam ao interesse mútuo de ambos os participantes. Mais recentemente, cientistas passaram a considerar que os parceiros sexuais geralmente comportam-se de acordo com seus próprios interesses. Nos leões, por exemplo, quando um novo macho dominante assume o grupo, ele geralmente mata os filhotes recém-nascidos que foram gerados pelo macho dominante anterior, de modo que a fêmea perca todo seu esforço reprodutivo. O macho obtém um benefício de aptidão porque as fêmeas sem filhotes recém-nascidos voltam à condição de acasalamento mais rapidamente, tornando possível que o novo macho dominante gere prole mais cedo.

Um dos exemplos mais dramáticos de conflito sexual ocorre em percevejos-da-cama (*Cimex lectularius*). O macho apresenta um apêndice afilado para transferência do esperma e fertiliza a fêmea perfurando-a com seu apêndice e injetando o esperma em seu sistema circulatório (Figura 9.21). Esses espermatozoides conseguem então chegar ao ovário. As fêmeas fertilizadas por vários machos têm vidas mais curtas e depositam menos ovos. Formulou-se a hipótese de que esse comportamento agressivo desenvolveu-se porque as fêmeas do percevejo resistiam às tentativas de acasalamento dos machos. Exemplos como esses demonstram que as interações sexuais podem refletir decisões diferentes para o interesse próprio de machos e fêmeas.

Vimos as condições ecológicas que favorecem a reprodução sexuada *versus* a assexuada, assim como os fatores que favorecem razões sexuais equilibradas *versus* as não equilibradas. Além disso, vimos como os diferentes investimentos em óvulos e espermatozoides, bem como a necessidade de cuidado parental com a prole, modelaram a evolução de diversos sistemas de acasalamento e de características sexuais secundárias. A evolução do sexo permanece uma área ativa de

pesquisa e ainda há muito a ser compreendido. Atualmente, pesquisadores continuam a fazer novas descobertas e a nossa compreensão da evolução sexual continua a crescer.

Princípio do handicap O princípio de que quanto maior a desvantagem que um indivíduo carrega, maior deve ser a sua capacidade de compensá-la.

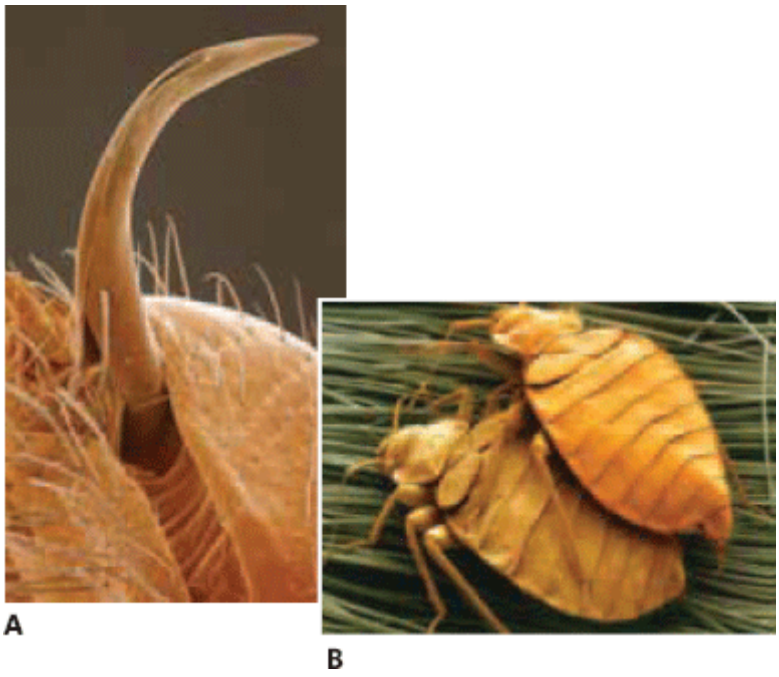
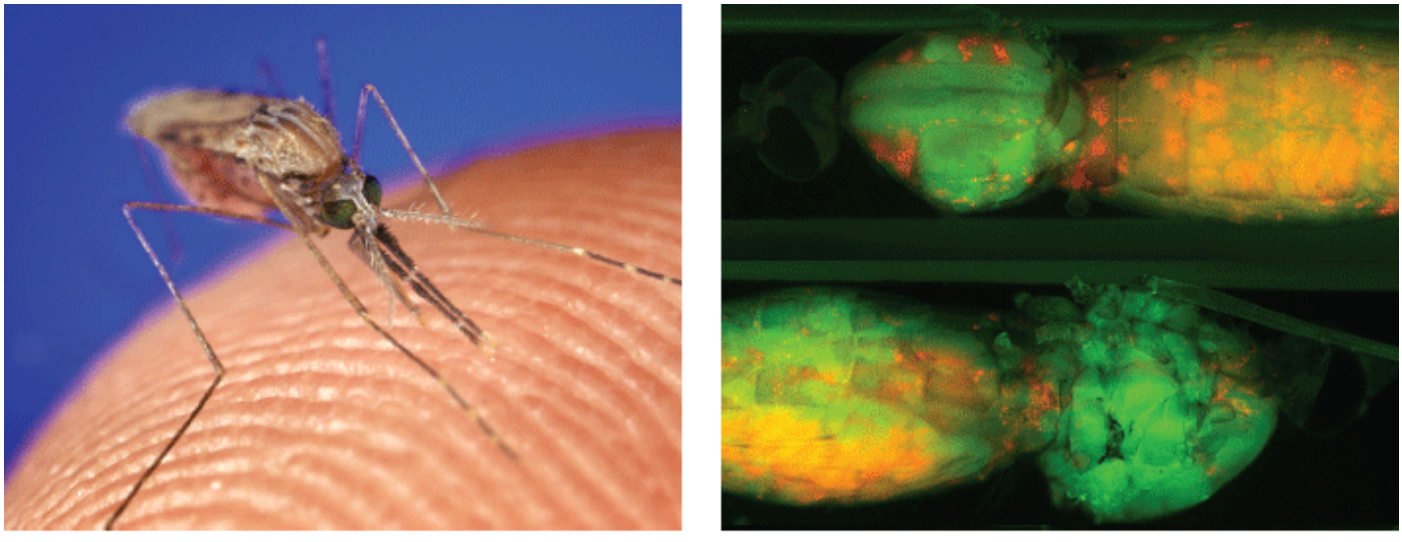


Figura 9.21 Conflito sexual em percevejos-de-cama. **A.** O macho do percevejo-de-cama tem um apêndice afilado para transferência do esperma, que é usado para perfurar o abdome das fêmeas em um local específico. **B.** Ao usar esse apêndice, localizado na região distal de seu abdome, os machos podem montar nas fêmeas e perfurá-las repetidamente. Isso causa às fêmeas uma diminuição no tempo de vida e na deposição de ovos. (Fotografias de Andrew Syred/Photo Researchers, Inc.)

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

MICRÓBIOS QUE EVITAM MACHOS



Infectados com *Wolbachia*. A bactéria *Wolbachia* pode infectar diversas espécies de insetos, como este mosquito (*Plasmodium berghei*). A. O mosquito é visto em luz normal. B. Quando o mosquito e a bactéria são tratados para brilhar em cores diferentes, as células bacterianas aparecem como pontos vermelhos dentro do corpo do mosquito. (Fotografia (A) de CDC/Jim Gathany. Fotografia (B) *de Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78, 1497-1495, doi 10.1128/AEM.06751-11. Reproduzido, com autorização, da Sociedade Americana de Microbiologia. Cortesia da imagem de Jason Rasgon e Ryuchi Koga.)

Ao longo deste capítulo, vimos como os organismos desenvolveram uma ampla diversidade de estratégias reprodutivas, as quais costumam ser adaptativas – elas aperfeiçoam a aptidão de um indivíduo sob condições ecológicas particulares. Consideramos as diferentes estratégias de acasalamento como um resultado dos genes

do indivíduo e do seu ambiente. Contudo, existe uma percepção crescente de que as bactérias e outros microrganismos que vivem dentro de um organismo podem controlar suas estratégias reprodutivas.

Um dos grupos mais dispersos de bactérias que alteram o sexo de insetos pertence ao gênero *Wolbachia*. Embora tenha sido descoberta há quase um século em mosquitos, apenas em 1990 os cientistas perceberam que elas eram capazes de mudar fundamentalmente as estratégias reprodutivas de um indivíduo. A *Wolbachia* infecta uma ampla variedade de invertebrados, tais como aranhas, crustáceos, nematódeos e insetos. Na verdade, atualmente, estima-se que 70% de todas as espécies de insetos sofram infecções por essa bactéria, que pode viver nos tecidos de seus hospedeiros. Em 2007, pesquisadores descobriram que o genoma inteiro do parasita foi até mesmo incorporado ao genoma da mosca-de-fruta tropical (*Drosophila ananassae*). Um aspecto importante da história de vida da *Wolbachia* é que ela só é transmitida para a prole pelo óvulo materno infectado. Portanto, do ponto de vista do micróbio, os filhotes da fêmea hospedeira são importantes para melhorar a aptidão do micróbio, enquanto os filhotes dos machos hospedeiros são inúteis.

Para melhorar sua aptidão, a *Wolbachia* desenvolveu maneiras de explorar ou eliminar esses machos inúteis. Nos mosquitos, a *Wolbachia* altera o esperma para impedir que eles fecundem óvulos de fêmeas não infectadas, o que garante que as gerações subsequentes serão dominadas pela prole de fêmeas infectadas que carrega a bactéria. Quando os pesquisadores trataram vespas com um antibiótico, descobriram que a *Wolbachia* causa partenogênese e impede algumas espécies de produzir machos. Uma vez que as bactérias foram eliminadas, as vespas não mais realizaram partenogênese. Os cientistas se questionam agora se a partenogênese em outras espécies poderia ser também o resultado de uma bactéria semelhante em vez de uma estratégia adaptativa.

Em tatuzinhos-de-jardim (*Armadillidium vulgare*), a *Wolbachia* converte os machos em fêmeas ao suprimir hormônios masculinos. Essa capacidade dos hormônios na determinação sexual nos embriões é semelhante aos efeitos de manipulação hormonal por cientistas que investigaram a determinação sexual dependente da temperatura em *Jacky dragon* que vimos anteriormente. Em outras espécies de invertebrados, a bactéria simplesmente mata os machos jovens e impede que eles cheguem à população adulta. Nas espécies com adultos de ambos os sexos, como a borboleta de Uganda (*Acraea encedon*), o aumento de fêmeas em relação aos machos causou uma reversão nos papéis típicos dos sexos; as fêmeas agora cortejam os machos e competem com outras fêmeas por oportunidade de acasalamento. Note que nenhum desses mecanismos determinantes do sexo, das alterações na razão sexual da prole ou dos sistemas de acasalamento foi selecionado como estratégia adaptativa do hospedeiro. Em vez disso, elas refletem o interesse maior da bactéria.

A *Wolbachia* não é única bactéria com esses efeitos. As bactérias do gênero *Rickettsia* são bem conhecidas por causar doenças como o tifo e a febre maculosa das Montanhas Rochosas; no entanto, outras espécies desse gênero comumente ocorrem em invertebrados sem causar doenças. Em 2011, pesquisadores divulgaram terem encontrado uma espécie de *Rickettsia* na mosca-branca da batata-doce (*Bemisia tabaci*). No sudoeste dos EUA, as taxas de infecção aumentaram de 1% em 2000 para quase 100% em 2009. Essa dispersão incrivelmente rápida da bactéria ocorreu porque moscas fêmeas infectadas quase dobraram sua reprodução, a taxa de sobrevivência de sua prole aumentou e a razão sexual da prole foi alterada em 50% de filhas para aproximadamente 85%. Isso é interessante do ponto de vista das interações parasita-hospedeiro e da evolução de estratégias reprodutivas; além disso, é importante para a agricultura. A mosca-branca da batata-doce é uma praga que suga a seiva das folhas de muitas plantas cultivadas como o algodão, vegetais e ornamentais. Os cientistas estão preocupados que o aumento maciço das taxas de infecção por *Rickettsia* leve ao aumento significativo da população dessa praga.

Em conjunto, esses estudos sugerem que existe muito mais sobre a evolução do sexo do que sabemos atualmente e que a compreensão da evolução sexual nesses organismos pode ter implicações importantes para humanos, como o número de pragas atacando nosso suprimento de alimentos.

Fontes: Himler AG *et al.* Rapid spread of a bacterial symbiont in an invasive whitefly is driven by fitness benefits and female bias. *Science* 2011; 332: 254-256.
Knight J. Meet the Herod bug. *Nature* 2011; 412: 12-14.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A reprodução pode ser sexuada ou assexuada.** A reprodução assexuada pode ser tanto por reprodução vegetativa quanto por partenogênese. Comparada com a reprodução assexuada, a sexuada resulta em poucas cópias dos genes parentais na próxima geração. Isso pode ser compensado pela adoção de uma estratégia sexual hermafrodita ou por um cuidado parental que resulte na criação do dobro de filhotes. As vantagens da reprodução sexuada incluem a eliminação de mutações danosas e a criação de variabilidade genética para auxiliar a prole a enfrentar variação ambiental futura

■ **Os organismos podem evoluir como sexos separados ou como hermafroditas.** Se um indivíduo com função apenas masculina ou apenas feminina puder adicionar grande parte da outra função sexual e perder apenas pequena quantidade da função sexual atual, a seleção vai favorecer a evolução de hermafroditas. Se não, a seleção vai favorecer a evolução de sexos separados. Para evitar a depressão por endogamia, os hermafroditas desenvolveram adaptações para impedir estratégias de autofertilização, e mistas para quando a autofertilização for a melhor opção

■ **As razões sexuais da prole geralmente são equilibradas, mas podem ser modificadas pela seleção natural.** Dependendo da espécie, o sexo pode ser amplamente determinado pela genética ou pelo ambiente. Em muitas espécies, as fêmeas têm a habilidade de manipular a razão sexual ao controlar qual espermatozoide será usado para fertilizar os óvulos, quais cromossomos sexuais serão transmitidos aos óvulos ou, ainda, por aborto seletivo dos embriões fertilizados. Na maioria dos organismos, a razão sexual é aproximadamente um para um devido à seleção dependente da frequência. Quando a prole estiver isolada do resto da população e sujeita à competição local por acasalamentos, razões sexuais da prole altamente desequilibradas podem ser adaptativas

■ **Os sistemas de acasalamento descrevem o padrão de acasalamento entre machos e fêmeas.** Embora muitas espécies sejam socialmente monogâmicas, estudos recentes têm demonstrado que muitos indivíduos realizam cópulas extrapar. Como resultado dessa infidelidade, as espécies desenvolveram uma variedade de comportamentos de guarda do parceiro para impedir uma redução de suas aptidões

■ **A seleção sexual favorece atributos que facilitam a reprodução.** A diferença entre os custos energéticos dos gametas e os custos de cuidado parental geralmente levam a aptidão feminina a ser uma função da qualidade do parceiro, e a masculina a ser uma função da quantidade de parceiras. Em consequência, as fêmeas são normalmente seletivas na escolha dos parceiros; enquanto os machos competem fortemente uns com os outros para se acasalarem o máximo possível. A competição masculina por parceiras favoreceu a evolução de atributos sexuais dimórficos, incluindo o tamanho, as ornamentações, a coloração e o comportamento de corte. As fêmeas escolhem determinados machos para obter vantagens materiais, tais como locais de ninho ou de alimento, ou ainda por vantagens imateriais, como bons genes ou boa saúde. As melhores escolhas reprodutivas de machos e fêmeas não costumam ser recíprocas, o que pode causar conflitos entre os sexos.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Compare e diferencie os custos e benefícios associados à reprodução sexuada *versus* assexuada.

2. De que maneira a hipótese da Rainha Vermelha nos auxilia a compreender as vantagens de aptidão da reprodução sexuada?

3. Quando o aumento de aptidão da função masculina adicional resulta em um custo maior de aptidão pela função feminina, por que uma população desenvolve sexos separados em vez de hermafroditas?

4. Uma vez que a autofertilização leva à depressão por endogamia, sob quais condições um hermafrodita deveria usar autofertilização?

5. Quando uma população é composta de dois sexos, por que o mais raro tem uma vantagem de aptidão?

6. Como a competição local por um parceiro favorece o surgimento de razões sexuais tendendo para as fêmeas na prole?

7. Explique como a determinação sexual pelo ambiente pode ser uma estratégia adaptativa.

8. Compare e diferencie monogamia, poliginia, poliandria e promiscuidade.

9. Explique como as cópulas extrapar têm favorecido a evolução da guarda de parceiros.

10. Por que características sexuais secundárias exageradas em machos poderiam demonstrar um genótipo superior às fêmeas?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | SELEÇÃO DEPENDENTE DA FREQUÊNCIA

Na maioria dos organismos com sexos separados, a proporção de machos e fêmeas muda com o tempo. Usando um gráfico linear, plote a proporção de zebras machos e fêmeas em uma população ao longo de 10 anos.

Com base nesses dados, o que acontece sempre que um dos sexos se torna raro ou comum?

ANO	MACHOS	FÊMEAS
1	45%	55%
2	48%	52%
3	52%	48%
4	55%	45%
5	53%	47%
6	47%	53%
7	44%	56%
8	49%	51%

9	55%	45%
10	45%	55%

*N.R.T.: A tradução seguiu a versão brasileira da obra de Lewis Carrol.

CAPÍTULO 10

Comportamentos Sociais

Formigas-cortadeiras. Por meio de uma extensa divisão de tarefas, as formigas-cortadeiras trabalham em conjunto para levar pedaços de folhas para a colônia. Nesta fotografia, uma grande operária carrega um pedaço cortado de uma folha, enquanto uma operária muito menor viaja em cima para desencorajar o ataque à cortadeira de moscas parasitoides. (Fotografia de Gavriel Jecan/age fotostock.)

A vida de uma Fazendeirade Fungo

A formiga-cortadeira é uma fazendeira extraordinária. Vivendo em colônias de vários milhões de indivíduos, essas formigas deixam a colônia diariamente para colher folhas da floresta ao redor. Usando suas mandíbulas afiadas, elas recortam as folhas para retirar pedaços muito maiores que elas mesmas. Elas carregam então os pedaços para o ninho, os quais podem se erguer vários metros acima do solo, bem como se estender até dezenas de metros abaixo dele. De volta ao ninho, as formigas consomem a seiva das folhas, porém não as comem. Em vez disso, usam as folhas para cultivar uma espécie especializada de fungo que consomem.

Há mais de 40 espécies de formigas cortadeiras, que vivem principalmente no México, Américas Central e do Sul. Assim como as abelhas melíferas, as formigas cortadeiras formam enormes sociedades de indivíduos cooperativos. Uma colônia de formigas geralmente tem uma única rainha que pode viver de 10 a 20 anos. Logo no início de sua vida, a rainha participa de um voo de acasalamento com machos; os espermatozoides que ela recebe são guardados em seu corpo e

permanecem viáveis pelo resto de sua vida. Ela os utiliza com parcimônia para fertilizar seus óvulos e gerar filhas; em algumas espécies, a rainha libera apenas um ou dois espermatozoides por óvulo. Ocasionalmente, ela deposita ovos não fertilizados para criar filhos, cuja única função é acasalarem-se com outras rainhas. Os milhões de indivíduos no ninho são filhas da mesma rainha e irmãs umas das outras. Todas renunciam à reprodução.

> **Há quase 30 tarefas diferentes para as formigas operárias e operárias diferentes são adaptadas a tarefas distintas.**

As filhas nessa sociedade de formigas são as operárias na colônia, e a divisão do trabalho entre elas é surpreendentemente complexa. Os cientistas estimam que há quase 30 tarefas diferentes para as formigas operárias, e determinaram que operárias diferentes são adaptadas a tarefas distintas. A casta das operárias é composta por diversas subcastas, conhecidas como *jardineiras* (*minims*), *forrageiras* (*minors*), *generalistas* (*mediae*) e *soldados* (*majors*). As formigas de cada subcasta diferem drasticamente em tamanho e forma. As maiores operárias, os soldados, podem ter 200 vezes mais massa que as menores operárias, jardineiras. Acredita-se que as diferenças nas subcastas são uma resposta de plasticidade fenotípica a diferentes dietas que elas recebem quando larvas. Adicionalmente às diferenças no tamanho e forma, as tarefas de uma operária também podem mudar ao longo de sua vida. Por exemplo, quando as operárias ainda são jovens, elas gastam a maior parte do seu tempo dentro do formigueiro, onde constroem túneis, refrescam o ambiente e criam as larvas. Quando pedaços grandes de folhas chegam aos ninhos, outras operárias os cortam em pedaços menores e, então, operárias ainda menores os trituram em pedaços minúsculos. As operárias menores trazem uma linhagem de fungo a esses fragmentos de folhas e cuidam dos jardins de fungo, uma tarefa que inclui a remoção de espécies indesejáveis de fungos que podem ser patogênicos para as formigas.

As formigas mais velhas e maiores atuam como soldados e ficam do lado de fora do ninho para coletar folhas. O processo de coleta é complexo. Algumas formigas escalam as árvores e cortam pedaços grandes de folhas que caem no solo; enquanto outras levam os pedaços de folhas de volta à colônia. Quando as operárias começam com a função de cortar as folhas, elas apresentam mandíbulas afiadas, bastante eficientes para cortar folhas. Os pesquisadores descobriram recentemente que essas mandíbulas perdem o fio com o tempo, fazendo com que as operárias mais velhas levem o dobro do tempo para cortar uma folha. Quando o desempenho para cortar diminui, ela assume a função de carregar as folhas; tal mudança de tarefa torna possível que os indivíduos mais velhos continuem a contribuir para a sociedade de formigas. A divisão de tarefas também ajuda o grupo a manter a eficiência de forrageamento alta.

Embora as formigas se beneficiem por viver em um grupo muito grande, as grandes colônias e o comportamento de forrageamento notável as tornam bastante detectáveis aos seus inimigos. Por exemplo, uma espécie de mosca parasitoide especializada na caça de grandes formigas cortadeiras deposita seus ovos nos pescoços das formigas forrageiras. Para reduzir o risco de tais ataques, as formigas desenvolveram uma série de táticas. O indivíduos menores, que são menos atraentes para as moscas, forrageiam durante o dia. À noite, quando as moscas não caçam, as formigas maiores e mais eficientes saem para coletar folhas. As pequenas operárias também atuam como guardas ao viajarem nas folhas que as maiores carregam. Quando uma mosca se aproxima, essas pequeninas guardas impedem que ela coloque seus ovos no pescoço da formiga maior que está carregando a folha. Quando não repelem os ataques, esses caronas limpam a folha de microrganismos indesejáveis.

As formigas-cortadeiras ilustram um caso extremo de comportamento social e vida em grupos. Como veremos neste capítulo, o caráter social é uma ocorrência comum no mundo animal, e as condições ecológicas nas quais cada espécie vive apresentam consequências importantes para os custos e benefícios da vida social.

Fontes: Hölldobler B, Wilson EO. *The leafcutter Ants* (Norton, 2011).
Schofield RMS *et al.* Leaf-cutter ants with worn mandibles cut half as fast, spend twice the energy, and tend to carry instead of cut, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2011; 65: 969-982.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Viver em grupo tem custos e benefícios.
- Há muitos tipos de interações sociais.
- Espécies eussociais levam as interações sociais ao extremo.

Ao longo de sua vida, um indivíduo normalmente interage com muitos membros de sua espécie. As interações com parceiros, prole, outros parentes e indivíduos não aparentados em uma espécie são conhecidas como **comportamentos sociais**. Assim como a maioria dos comportamentos, os comportamentos sociais têm uma base genética e estão, portanto, sujeitos à seleção natural. Como resultado, muitos tipos de comportamentos sociais evoluíram para favorecer a coesão de grupos de famílias e populações e restringir o antagonismo entre os coespecíficos.

Embora o estudo do comportamento social normalmente se focalize nos animais, muitos outros organismos interagem com coespecíficos em maneiras que poderiam ser consideradas como sociais. Por exemplo, as bactérias e os protistas

podem perceber a presença de indivíduos da mesma espécie (geralmente por meio de secreções químicas) e reagir de modo "amigável" ou "agressivo". Durante partes de seus ciclos de vida, os Micetozoários de vida livre (*slime molds*) respondem aos outros quando se agregam para formar grandes corpos de frutificação. Até mesmo plantas se comunicam entre si. Quando uma planta é atacada por herbívoros, ela libera compostos voláteis; outras plantas detectam essas substâncias e respondem a elas produzindo defesas químicas ou estruturais contra ataques futuros de herbívoros.

Comportamentos sociais Interações com membros da mesma espécie, incluindo parceiros, prole e outros parentes e indivíduos não aparentados.

Neste capítulo, focalizaremos nos comportamentos sociais de animais, que desempenham papéis importantes na ecologia de indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas. As interações sociais permeiam a natureza e formam uma parte importante do ambiente ao qual as populações se adaptam. Exploraremos algumas das implicações da interação nos grupos sociais e descreveremos diversas maneiras nas quais os indivíduos lidam com relações sociais. Além disso, examinaremos como condições ecológicas diferentes afetam a evolução dos comportamentos sociais.

Viver em grupo tem custos e benefícios

Os animais são sociais por diversas razões. Em alguns casos, os filhotes permanecem com seus pais para formar grupos familiares e não se dispersarem; em outros, os indivíduos são atraídos mutuamente para reprodução. Indivíduos também podem se agregar porque são atraídos independentemente ao mesmo *habitat* ou recurso. Por exemplo, abutres se aglomeram em torno de uma carcaça, e moscas de estrume sobre fezes de vacas. Nesta seção, vamos examinar os custos e benefícios de viver em grupos sociais e, então, discutir como os animais usam *territórios* e *hierarquias de dominância* nas interações sociais.

BENEFÍCIOS DE VIVER EM GRUPOS

Os animais geralmente formam grupos para aumentar sua sobrevivência, frequência de alimentação ou sucesso em encontrar parceiros.

Sobrevivência

Embora um indivíduo possa não ser capaz de enfrentar o ataque de um predador sozinho, um grupo de indivíduos pode ser bastante eficiente (Figura 10.1). Outro mecanismo de sobrevivência disponível para grupos sociais é um fenômeno conhecido como **efeito de diluição**. Este refere-se à probabilidade reduzida, ou diluída, de predação de um único animal quando ele está em um grupo. Em um grupo grande de presas, o predador tem muitas opções de escolhas; assim, o indivíduo que vive em um grupo tem uma probabilidade menor de ser capturado. O efeito de diluição é um benefício importante de grupos grandes, tais como rebanhos de mamíferos, bandos de aves e cardumes de peixes.

Uma probabilidade menor de predação em grupos também possibilita que as presas individuais de animais gastem menos tempo procurando por predadores. Considere o caso do pintassilgo-europeu (*Carduelis carduelis*), uma pequena ave que se alimenta de sementes de plantas de campos abertos e sebes. Se você observar atentamente enquanto a ave se alimenta, vai perceber que elas levantam a cabeça e olham em volta em busca de predadores. O total de vezes que o grupo ergue a cabeça aumenta com o seu tamanho; como é possível ver na Figura 10.2A, quanto maior o grupo, mais olhos em busca de predadores. À medida que o grupo aumenta, entretanto, cada indivíduo pode levantar sua cabeça menos vezes, como exibido na Figura 10.2B. Pelo fato de cada indivíduo gastar menos tempo em busca de predadores, ele pode gastar mais tempo se alimentando. Os dados na Figura 10.2C mostram que quando um pintassilgo gasta menos tempo procurando por predadores, ele pode descascar uma semente muito mais rápido e, assim, consumi-la mais rapidamente.

Figura 10.1 Defesa de grupo. O boi-almiscarado adulto (*Ovibos moschatus*), como esses da Ilha Vitória, Canadá, forma um círculo virado para fora e coloca os filhotes dentro dele, onde estão seguros de predadores que se aproximem. (Fotografia de Eric Pierre/NHPA/Science Source.)

Alimentação

A vida em grupo também pode ajudar os animais a localizar e consumir recursos. Ter muitos indivíduos da mesma espécie, todos procurando por alimento, significa que existem muitos pares de olhos que podem encontrar alimentos quando eles são escassos. Em alguns casos, os animais podem encontrar comida facilmente; no entanto, têm dificuldade em capturar e matá-la quando estão sozinhos. Nos leões, por exemplo, uma fêmea solitária tem baixa probabilidade de capturar e matar uma zebra; contudo, se ela caçar com muitas outras leoas, a chance de captura aumenta drasticamente.

Acasalamento

A socialização também pode fornecer benefícios no acasalamento, uma vez que esse comportamento torna mais fácil encontrar parceiros em potencial. Um exemplo extremo de socialização para benefícios de acasalamento ocorre quando animais se reúnem em grupos grandes para atrair membros do sexo oposto, com sons ou exibição de modo que capturem a atenção dos parceiros potenciais. O local de reunião, conhecido como **arena**, é usado apenas para exibição; ele não apresenta outro valor para quaisquer dos sexos. Por exemplo, os machos do combatente (*Philomachus pugnax*) – uma ave pernalta de tamanho médio que vive ao norte da Europa e Ásia – se encontram em uma arena e participam de exibições para acasalamento para atrair fêmeas. Na Ilha de Gotland (na Suécia), os pesquisadores observaram arenas de combatentes para determinar se o tamanho da arena afetava o acasalamento. Como é possível notar na Figura 10.3A, os machos nas arenas maiores tiveram mais sucesso na atração de fêmeas. Adicionalmente, como ilustrado na Figura 10.3B, os machos de arenas maiores apresentaram maior proporção de cópulas com fêmeas, o que confirma que a formação de grupos sociais fornece benefícios de aptidão aos machos dessas aves.

Efeito de diluição A probabilidade reduzida, ou diluída, de predação de um único animal quando ele está em um grupo.

Arena Local onde os animais se reúnem para exibir alguma característica para atrair o sexo oposto.

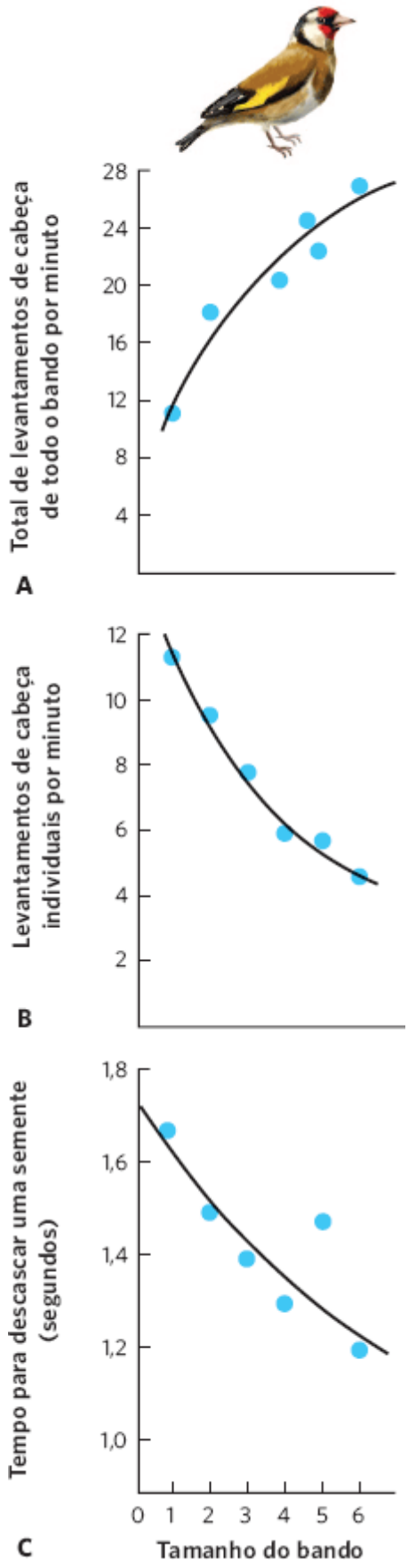


Figura 10.2 Vigilância aumentada por viver em grupo. No pintassilgo-europeu, um aumento no tamanho do bando resulta em (**A**) aumento do número total de vezes que as cabeças se levantam no grupo, (**B**) diminuição no número total de vezes que o indivíduo levanta a cabeça e (**C**) decréscimo no tempo necessário para descascar uma semente. (Dados de Glück E. Benefits and costs of social foraging and optimal flock size in goldfinches (*Carduelis carduelis*), *Ethology* 1987; 74: 65-79.)

CUSTOS DE VIVER EM GRUPOS

Os benefícios da vida em grupo certamente podem ser substanciais para muitas espécies; contudo, viver em grupo pode também trazer custos que incluem a predação e a competição.

Predação

Grupos de animais são muito mais conspícuos aos predadores que indivíduos isolados. Em um campo, por exemplo, é mais fácil para um predador localizar um bando de antílopes em vez de apenas um. Dada à propensão dos antílopes de viverem em bandos, esse custo de ser detectado é compensado pelos benefícios do efeito de diluição e pelo número maior de olhos para detectar predadores em aproximação.

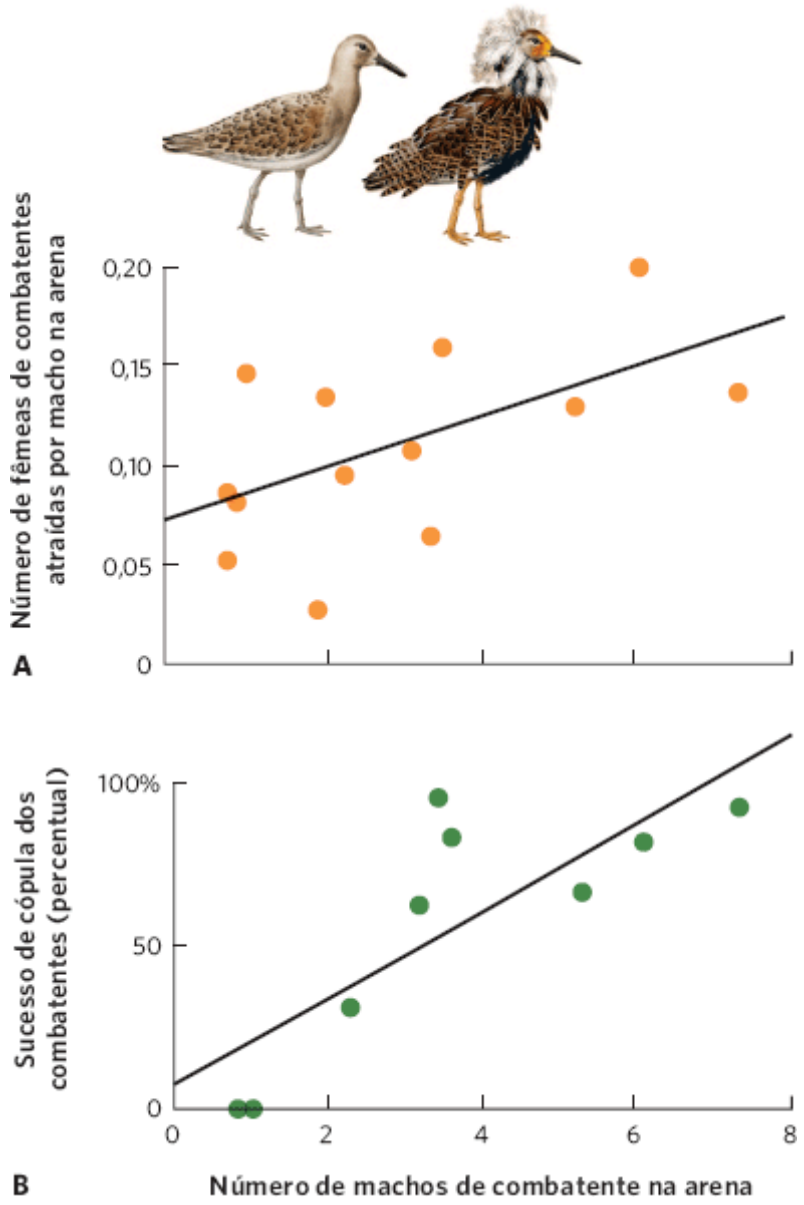


Figura 10.3 Benefícios de reprodução em uma arena. Dentre os machos de combatentes que se exibem, aqueles em exibição para fêmeas em grupos maiores têm (**A**) maior probabilidade de atrair fêmeas e (**B**) maior probabilidade de cópula de sucesso. (Dados de J. Högland, R. Montgomerie, e F. Widemo, Costs and consequences of variation in the size of ruff leks, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1993;32: 31-39.)

O risco de parasitas e patógenos também pode aumentar na vida entre coespecíficos (da mesma espécie); muitas espécies de parasitas e patógenos se espalham de um hospedeiro para outro. Uma densidade populacional alta pode aumentar a taxa com que a doença se espalha e levar a epidemias. Por exemplo, recifes de coral que sofrem a pressão de pesca geralmente apresentam menos peixes em comparação com aqueles recifes protegidos da pesca. Em 2008, pesquisadores divulgaram os resultados de um estudo com parasitas de peixes de áreas de recifes de coral protegidos e áreas sem proteção no Oceano Pacífico central. Como mostrado na Figura 10.4, eles descobriram que os peixes de recife protegido estavam infestados com uma quantidade maior de espécies de parasitas comparados às mesmas espécies que viviam em um recife não protegido. Além disso, os peixes que viviam no recife protegido frequentemente carregavam números maiores de cada espécie de parasita.

Os custos de parasitas e doenças da vida em grupo também podem ser facilmente observados em modernas instalações de aquacultura, em que espécies aquáticas são criadas para consumo humano. Essas operações criam ostras, salmão, peixe-gato, camarão e outras espécies comestíveis em densidades muito altas. Sob tais condições, um único indivíduo infectado pode espalhar rapidamente parasitas e patógenos para o restante do grupo.

O aumento da transmissão de parasitas e doenças para grupos que vivem em altas densidades faz com que seja indesejável o consumo de animais selvagens por pessoas, como o veado. Quando existe uma fonte de alimentos estável e facilmente disponível, o veado forma grupos grandes ao redor do alimento. Esse comportamento de agregação aumenta as chances de os animais vivenciarem epidemias de parasitas em comparação com aqueles que vivem em grupos familiares menores. Preocupações semelhantes existem com atividades na pecuária, nas quais os animais são criados sob condições de densidades muito altas. Nessa situação, as doenças podem passar para populações silvestres e causar efeitos dramáticos com doenças como a peste bovina, gripe aviária e o vírus do oeste do Nilo.

Competição

Outro custo considerável da vida em grupos é a competição por alimento. Embora grupos grandes sejam melhores em localizar comida, o alimento deve então ser compartilhado com todos os indivíduos do grupo. Voltando ao exemplo do pintassilgo-europeu, que recebe benefícios por viver em grupos grandes, a Figura 10.5 mostra uma consequência da divisão do alimento. Os bandos maiores consomem as sementes de uma área muito mais rapidamente que os bandos pequenos, de modo que seus indivíduos precisam gastar mais tempo voando entre as áreas com sementes. Isso faz com que cada ave gaste mais tempo e energia procurando por comida.

Cada espécie que evoluiu para viver em grupo enfrenta diferentes custos e benefícios, o que depende das condições ecológicas sob as quais ela vive. Assumindo-se um componente genético para cada comportamento social, esperamos que a seleção natural favoreça a evolução de tamanhos de grupos que equilibrem os custos e benefícios para cada espécie.

TERRITÓRIOS

Muitas espécies de animais evoluíram para possibilitar a vida perto de outros coespecíficos ao estabelecer um *território* ou *hierarquia de dominância.* Um **território** é qualquer área defendida por um ou mais indivíduos contra a invasão de outros; pode ser transitório ou relativamente permanente, dependendo da estabilidade dos recursos no território e de quanto tempo um indivíduo precisa desses recursos. Por exemplo, muitas espécies migratórias estabelecem territórios para reprodução no verão e os defendem por vários meses. A defesa de um território de alta qualidade geralmente assegura mais recursos, tais como abundância de alimentos ou locais para ninhos. Em geral, isso aumenta a atratividade do "dono" do território como parceiro e, assim, sua aptidão. Quando a reprodução é concluída naquela estação, as espécies migratórias mudam para suas áreas de inverno, onde estabelecem novos territórios. As aves costeiras que param em diversos pontos ao longo do caminho de sua longa migração defendem áreas de alimentação por algumas horas ou dias, e então continuam sua viagem migratória. Os beija-flores e outros nectarívoros defendem certos arbustos floridos e os abandonam quando cessa a produção de flores. Enquanto um recurso puder ser defendido e os benefícios de sua defesa compensarem os custos, os animais provavelmente vão manter os territórios.

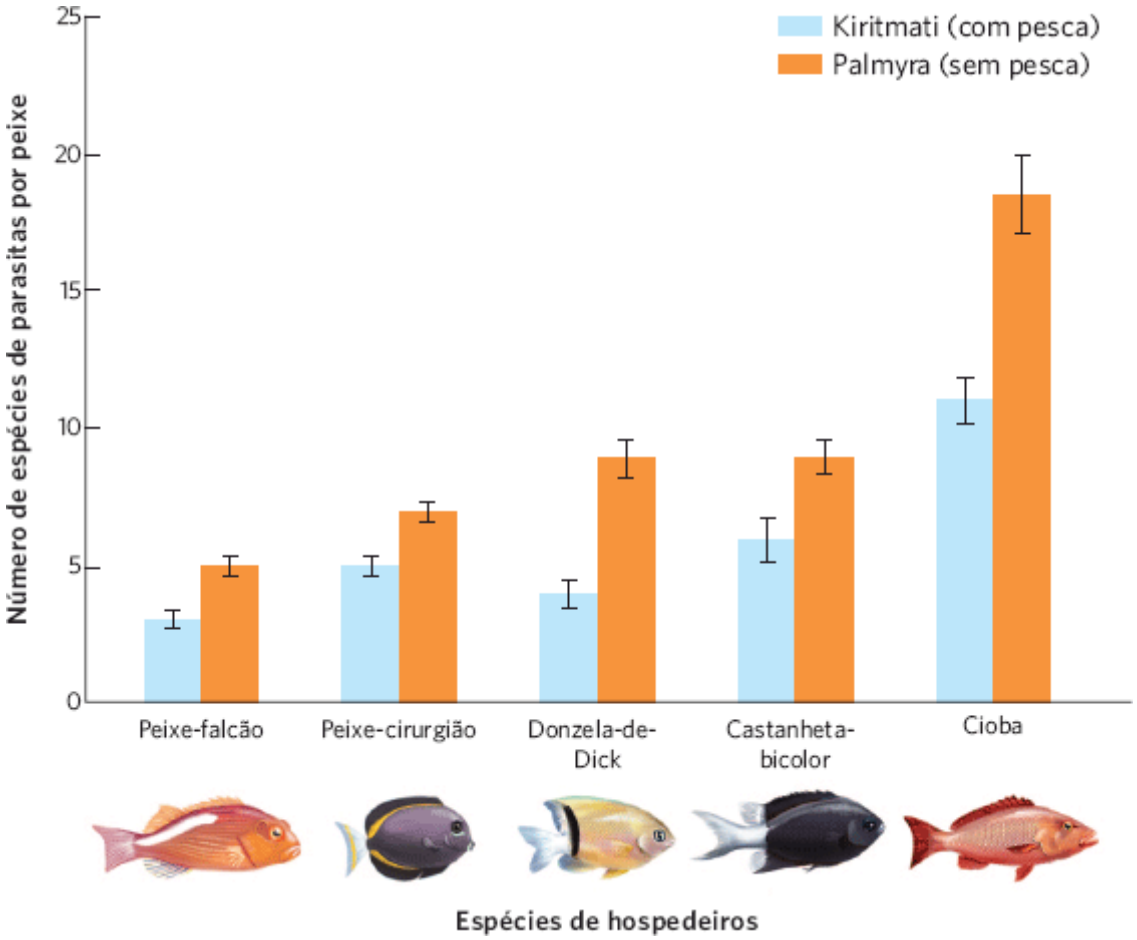


Figura 10.4 Ocorrência de parasitas em peixes de recife de coral. Recifes de coral protegidos da pesca têm densidades maiores de peixes. Um estudo com cinco espécies diferentes de peixes verificou que os peixes que vivem em um recife sujeito à pressão de pesca continham menos espécies de parasitas que as mesmas espécies vivendo em um recife protegido da pesca. As barras de erro representam o intervalo de confiança de 95%. (Dados de Lafferty KD, Shaw JC e Kuris AM, Reef fishes have higher parasite richness at unfished Palmyra Atoll compared to fished Kiritmati Island, *EcoHealth* 2008;5: 338-345.)

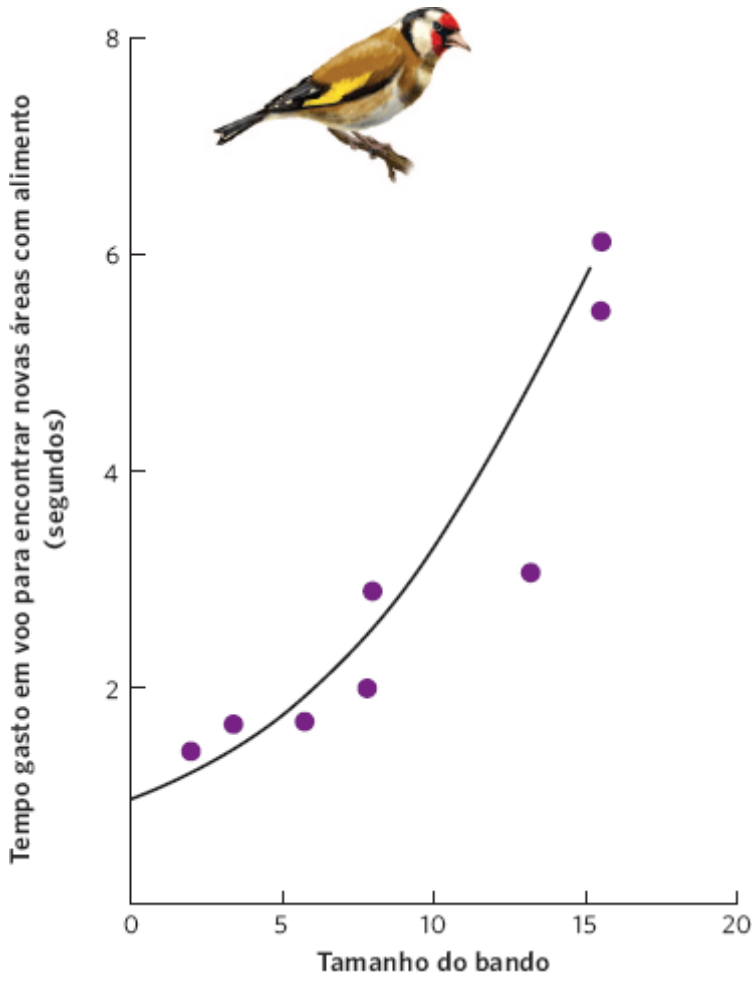


Figura 10.5 Grupos grandes deparam-se com competição por alimentos. No pintassilgo-europeu, bandos maiores acabam mais rapidamente com sua comida e precisam gastar mais tempo e energia voando para encontrar novas áreas com alimento. (Dados de E. Glück, Benefits and costs of social foraging and optimal flock size in goldfinches (*Carduelis carduelis*), *Ethology* 1987;74: 65-79.)

HIERARQUIAS DE DOMINÂNCIA

Em algumas situações, a defesa de um território é impraticável. Isso pode ocorrer quando um indivíduo está cercado por tantos semelhantes, que se torna impraticável defender-secontra todos eles quando os recursos estiverem disponíveis apenas por curtos períodos de tempo ou quando os benefícios da vida em grupo se sobrepõem aos benefícios da defesa de um território. Em tais circunstâncias, os indivíduos de muitas espécies formam hierarquias de dominância. Uma **hierarquia de dominância** é uma classificação social entre os indivíduos de um grupo, geralmente determinada por meio de luta ou outros combates de força ou habilidade. Uma vez que os indivíduos se organizem em uma hierarquia de dominância, os combates subsequentes entre eles são resolvidos rapidamente em favor dos indivíduos de classe mais alta. Em uma hierarquia linear de dominância, o membro no topo das classes domina todos os outros, o segundo domina todos (com exceção do primeiro) e assim sucessivamente, até o indivíduo de mais baixa hierarquia, que não domina ninguém no grupo.

Há muitos tipos de interações sociais

A maioria das interações sociais pode ser considerada como uma ação de um indivíduo, o **doador** do comportamento, dirigida para outro indivíduo, o **receptor** do comportamento. Um indivíduo entrega alimento, o outro recebe; um ataca, o outro é atacado. Quando o indivíduo atacado responde (defendendo seu espaço ou fugindo), ele torna-se o doador desse comportamento subsequente. Toda interação entre dois indivíduos tem potencial para afetar a aptidão de ambos os indivíduos, seja de maneira positiva ou negativa. Para entender como as interações afetam ambos os participantes, pode ser útil categorizá-las. Nesta seção, vamos explorar os quatro tipos de interações sociais entre doadores e receptores e então examinar as condições que favorecem um doador a ajudar ou prejudicar um receptor.

TIPOS DE INTERAÇÕES SOCIAIS

Os comportamentos sociais podem ser classificados em quatro categorias, como ilustrado na Figura 10.6: *cooperação, egoísmo, malignidade e altruísmo*. Quando tanto o doador como o receptor sofrem um aumento na aptidão pela interação, chamamos de **cooperação**. Quando um leão ajuda outro a matar uma gazela, por exemplo, ambos experimentam um ganho de aptidão. Quando o doador experimenta um aumento na aptidão e o receptor, uma redução, chamamos de **egoísmo**. O egoísmo é uma interação comum dos coespecíficos que competem por um mesmo recurso como o alimento. O vencedor da competição recebe um ganho de aptidão, enquanto o perdedor uma perda de aptidão. A **malignidade** ocorre quando uma interação social reduz a aptidão do doador e do receptor. O quarto tipo de interação, o **altruísmo**, aumenta a aptidão do receptor, mas reduz a aptidão do doador.

Território Qualquer área defendida por um ou mais indivíduos contra a invasão de outros.

Hierarquia de dominância Classificação social entre os indivíduos de um grupo, geralmente determinada por meio de disputas, como luta ou outros combates de força ou habilidade.

Doador O indivíduo que direciona um comportamento para outro indivíduo como parte de uma interação social.

Receptor O indivíduo que recebe o comportamento de um doador em uma interação social.

Cooperação Quando o doador e o receptor do comportamento social obtêm ganhos na aptidão pela interação.

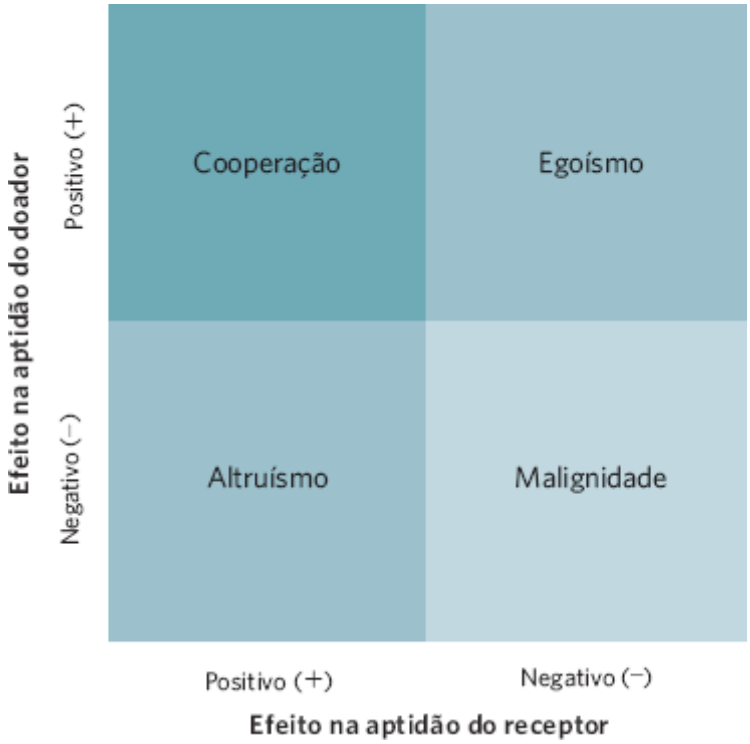


Figura 10.6 Quatro tipos de interações sociais. A cooperação ocorre quando ambos (doador e receptor de um comportamento) obtêm um efeito positivo na aptidão. O egoísmo ocorre quando o doador obtém um efeito positivo na aptidão embora o receptor obtenha um efeito negativo. O altruísmo ocorre quando o doador obtém efeito negativo na aptidão embora o receptor obtenha efeito positivo. A malignidade ocorre quando tanto o doador como o receptor obtêm efeito negativo na aptidão.

Sob quais condições a seleção natural favoreceria cada tipo de interação social? Tanto para cooperação quanto para o egoísmo, as interações beneficiam o doador. Assim, esperaríamos que a seleção natural favorecesse quaisquer doadores que realizassem ou cooperação ou egoísmo. Por outro lado, a malignidade não pode ser favorecida pela seleção natural sob quaisquer circunstâncias, uma vez que ambos os participantes sofrem redução de aptidão. De modo consistente com essa previsão, a malignidade não é encontrada em populações naturais. A explicação da evolução do altruísmo apresenta um desafio único porque requer que a seleção natural favoreça indivíduos que aumentem a aptidão de outros enquanto reduz a sua própria. Tal desafio será explorado na próxima seção.

ALTRUÍSMO E SELEÇÃO FAMILIAR

O comportamento altruísta apresenta um problema evolutivo porque não leva a um ganho na *aptidão direta*. Ao passar adiante cópias de seus genes para sua prole, um indivíduo ganha a **aptidão direta**. Esperaríamos que indivíduos egoístas prevalecessem sobre aqueles altruístas, uma vez que o egoísmo aumenta a aptidão do doador. Apesar dessa expectativa, o altruísmo desenvolveu-se em muitas espécies. Por exemplo, alguns dos casos mais extremos de altruísmo ocorrem em espécies coloniais, tais como as formigas-cortadeiras e as abelhas melíferas, nas quais as operárias renunciam à reprodução pessoal para criar a prole da fêmea dominante.

Podemos explicar o comportamento altruísta ao analisar além da aptidão direta. Quando um indivíduo tem uma interação altruísta com um parente, ele aumenta a aptidão de tal parente com o qual compartilha genes de um ancestral comum. Ao auxiliar um parente a aumentar sua aptidão, você está indiretamente passando adiante mais cópias de seus próprios genes, o que lhe fornece uma **aptidão indireta**. A **aptidão inclusiva** de um indivíduo é a soma de suas aptidões direta e indireta. Quando consideramos o modo como a seleção atua, dizemos que a aptidão direta é favorecida pela **seleção direta**. A aptidão indireta através dos parentes é favorecida pela **seleção indireta**, também conhecida como **seleção familiar**.

Como notamos, a seleção indireta ou familiar ocorre porque um indivíduo e seus parentes carregam cópias de alguns dos mesmos genes herdados de um ancestral comum. A probabilidade de que as cópias de um gene em particular sejam compartilhadas por parentes é conhecida como o **coeficiente de parentesco**. Como ilustrado na Figura 10.7, seu valor para organismos diploides depende do grau de parentesco entre dois indivíduos. Se focarmos no indivíduo na caixa vermelha da árvore genealógica, vemos que o coeficiente entre esse indivíduo e sua prole é 0,5, porque o indivíduo tem dois conjuntos de genes, mas fornece apenas um à sua prole. Em consequência, eles têm apenas metade de seus genes em comum. Isso também significa que o coeficiente de parentesco entre nossos indivíduos em foco e seus parentes também é 0,5. Se considerarmos em seguida o indivíduo focal e seus irmãos, vemos que estes dois indivíduos têm probabilidade de 0,5 de

receber cópias do mesmo gene de um genitor. No caso de dois primos, a probabilidade cai para 0,125 (um em oito) de herdar cópias do mesmo gene de um dos seus avós, que são os ancestrais em comum mais próximos. Usando esses coeficientes de parentesco, é possível calcular a aptidão indireta como o benefício fornecido a um parente receptor (B) multiplicado pelo coeficiente de parentesco entre o doador e o parente receptor (r):

Egoísmo Quando o doador do comportamento social obtém ganho na aptidão e o receptor, diminuição.

Malignidade Quando uma interação social reduz a aptidão do doador e do receptor.

Altruísmo Interação social que aumenta a aptidão do receptor e diminui a do doador.

Aptidão direta A aptidão que um indivíduo ganha ao passar adiante cópias de seus genes para sua prole.

Aptidão indireta A aptidão que um indivíduo ganha ao ajudar seus parentes a passar adiante cópias de seus genes.

Aptidão inclusiva A soma das aptidões direta e indireta.

Seleção direta A seleção que favorece a aptidão direta.

Seleção indireta A seleção que favorece a aptidão indireta. *Também conhecida como* Seleção familiar.

Coeficiente de parentesco A probabilidade numérica de que um indivíduo e seus parentes carreguem cópias dos mesmos genes de um ancestral comum recente.

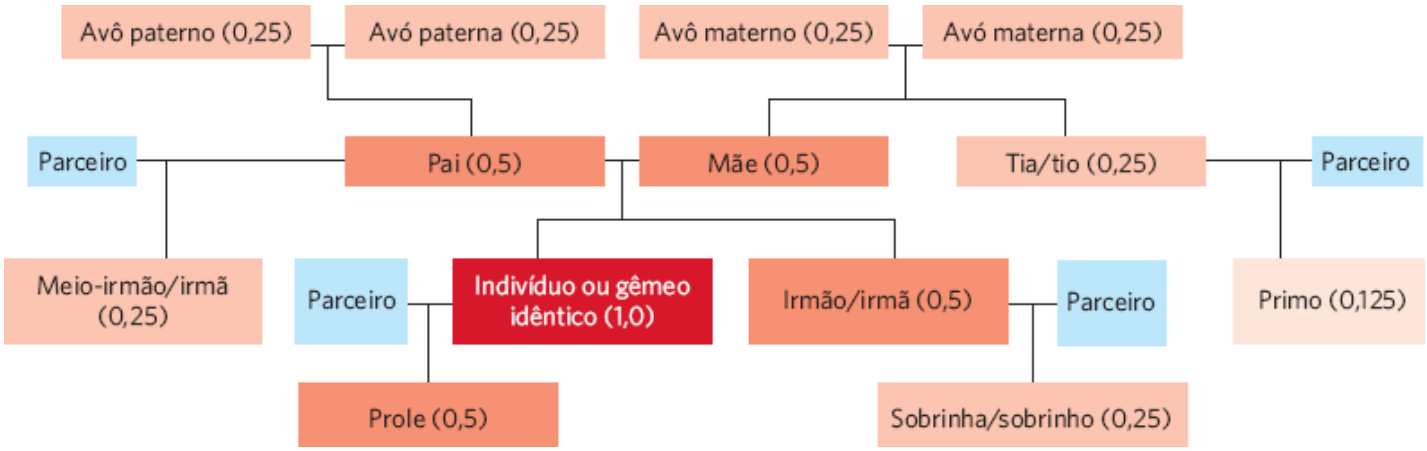


Figura 10.7 Coeficientes de parentesco. O coeficiente de parentesco é a probabilidade de que um indivíduo tenha a mesma cópia de um gene com outro indivíduo por meio de um parente comum. Nessa árvore genealógica, vemos que o indivíduo da caixa vermelha tem um coeficiente de parentesco 0,5 com seus parentes, irmãos e filhotes. Os parentes mais distantes têm coeficientes de parentesco menores, como indicado pelas caixas com tons mais claros de vermelho. Os coeficientes de parentesco têm como base o pressuposto de que nenhum dos parceiros seja parente do indivíduo em destaque.

$$\text{Benefício de aptidão indireta} = B \times r$$

No caso de indivíduos não aparentados, existe uma probabilidade igual a zero de que um indivíduo carregue os mesmos genes de um ancestral comum recente. Ao examinarmos esses diferentes coeficientes de parentesco, podemos ver que um indivíduo apresenta probabilidade maior de deixar mais cópias de seus genes para a próxima geração, promovendo a aptidão de seus parentes mais próximos, sem ganhar nada ao promover a aptidão de indivíduos não aparentados.

A compreensão do papel da seleção familiar e os coeficientes de parentesco ajudam a resolver o enigma de como as interações sociais altruístas podem se desenvolver. Embora as interações egoístas propiciem benefícios de aptidão direta ao doador, as interações altruístas fornecem benefícios indiretos, ponderados pelo coeficiente de parentesco entre o doador e o receptor. Se a aptidão inclusiva dos comportamentos altruístas exceder a aptidão inclusiva dos egoístas, então o altruísmo será favorecido pela seleção natural.

A evolução do comportamento altruísta torna-se clara quando examinamos os custos e benefícios em uma equação. Os genes para o comportamento altruísta serão favorecidos em uma população quando o benefício para o receptor (B) multiplicado pelo coeficiente de parentesco do receptor com o doador (r) for maior que o custo da aptidão direta para o doador (C):

$$B \times r > C$$

Se manipularmos essa equação, podemos mostrar que, para o altruísmo se desenvolver, a razão custo-benefício deve ser menor que o coeficiente de parentesco entre o doador e o receptor:

$$C/B < r$$

A Figura 10.8 mostra essa relação graficamente. Com base nessa equação e na figura, é possível ver que o altruísmo é favorecido quando o custo para o doador é baixo, o benefício para o parente é alto e o doador e seu parente são parentes próximos.

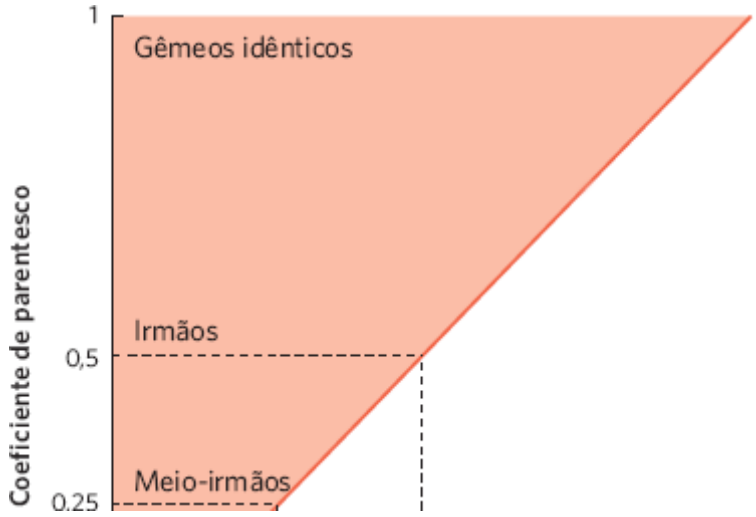


Figura 10.8 Condições que favorecem a evolução de comportamentos altruístas. Um comportamento altruísta vai se desenvolver quando a razão dos custos do doador e os benefícios do receptor (*C/B*) for menor que o coeficiente de parentesco entre o doador e receptor. A região em vermelho indica as condições que favorecem a evolução de comportamentos altruístas.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Calculando a aptidão inclusiva

No martim-pescador (*Ceryle rudis*), uma ave que se alimenta de peixes da África e Ásia, os machos adultos geralmente renunciam a sua própria reprodução para ajudar parentes a criar a prole. Os pesquisadores identificaram *ajudantes primários* e *ajudantes secundários.* Os ajudantes primários são filhos dos pais e trabalham arduamente para proteger o ninho e trazer comida para os filhotes. Em alguns casos, um dos pais desaparece, sendo substituído por um parceiro não aparentado, de modo que o filho acaba ajudando um genitor e um substituto. Os ajudantes secundários (que são machos sem parceira de outras famílias) não são parentes dos pais e não trabalham tão arduamente para alimentar e proteger a prole. Após ajudarem por 1 ano, ambos os tipos de ajudantes estabelecem seus próprios ninhos no ano seguinte. Um terceiro grupo de macho, conhecido como *postergador,* não ajuda; no entanto, simplesmente atrasa a reprodução até o seu segundo ano.

Os pesquisadores acompanharam diversos ninhos de martim-pescador e determinaram quanto cada ajudante aumentou a aptidão dos pais no primeiro ano (B_1), a probabilidade de sobreviver e encontrar uma parceira no ano seguinte (P_{sm}) e a aptidão do ajudante quando ele reproduziu independentemente no segundo ano (B_2). Eles também quantificaram os coeficientes de parentesco entre os ajudantes e os pais auxiliados no primeiro ano (r_1) e entre os ajudantes e seus próprios filhotes gerados no segundo ano (r_2). O coeficiente de parentesco para os ajudantes primários foi 0,32 no ano 1. Esse foi o resultado de alguns ninhos com ambos os pais do ajudante ($r = 0,5$) e outros ninhos com um genitor do ajudante mais um substituto ($r = 0,25$).

A partir desses dados, os pesquisadores calcularam a aptidão inclusiva dos ajudantes primários, ajudantes secundários e postergadores.

Como é possível ver, o ajudante primário tinha uma aptidão inclusiva um pouco maior após 2 anos. Os ajudantes primários obtêm cerca de metade de sua aptidão inclusiva ao ajudar seus pais a criar seus irmãos no ano 1 e a outra metade, ao ter seus próprios filhotes, no ano 2. Por outro lado, os ajudantes secundários não obtiveram qualquer aptidão indireta no ano 1, mas uma probabilidade maior de sobreviver e encontrar uma parceira no ano 2, que aumentou sua aptidão direta. Os postergadores não obtiveram aptidão indireta no ano 1 e tiveram baixa capacidade de atrair parceiras no ano 2, levando a uma aptidão inclusiva baixa.

EXERCÍCIO Use a tabela a seguir para calcular a alteração na aptidão inclusiva se os ajudantes primários apenas aumentassem a aptidão de seus pais para 1,0, em vez de 1,8. Nesse cenário, qual estratégia de ajuda seria mais favorecida pela seleção natural?

	Ano 1		Ano 2			
Papel do macho	B_1	r_1 Aptidão indireta	B_2	r_2 P_{sm} Aptidão direta		Aptidão inclusiva

Ajudante primário	$1,8 \times 0,32 = 0,58$	$2,5 \times 0,5 \times 0,32 = 0,41$	$0,58 + 0,41 = 0,99$
Ajudante secundário	$1,3 \times 0,00 = 0,00$	$2,5 \times 0,5 \times 0,67 = 0,84$	$0,00 + 0,84 = 0,84$
Postergador	$0,0 \times 0,00 = 0,00$	$2,5 \times 0,5 \times 0,23 = 0,29$	$0,00 + 0,29 = 0,29$

Fonte: Dados de Reyer HU. Investment and relatedness: A cost/benefit approach of breeding and helping in the pied kingfisher, *Animal Behaviour* 1984;32: 1163-1178.

Um estudo com perus-selvagens (*Meleagris gallopavo*) na Califórnia mostrou como o comportamento altruísta pode ser mantido por seleção familiar. Os machos de perus se exibem nas arenas, abrindo suas penas e andando para a frente e para trás para atrair fêmeas. Os machos podem se exibir sozinhos ou como parte de uma coalizão com outros machos (Figura 10.9). Quando uma coalizão de machos se exibe em conjunto, somente os machos dominantes copulam com as fêmeas atraídas. Isso levanta a questão sobre o motivo de os machos subordinados em uma coalizão gastarem seu tempo e energia se exibindo se eles não produzem qualquer filhote. Os pesquisadores obtiveram a primeira pista ao usarem dados genéticos. Os machos em uma coalizão eram parentes mais próximos que aqueles escolhidos aleatoriamente da população. De fato, o coeficiente de parentesco médio entre grupos de machos em exibição era 0,42, o que sugere que machos pareados representem uma mistura de irmãos ($r = 0,5$) e meio-irmãos ($r = 0,25$).

Figura 10.9 Coalizão de perus-selvagens. Quando dois ou mais perus machos se exibem em conjunto para atrair uma fêmea, apenas o macho dominante gera filhotes. Esses indivíduos vivem no Texas. (Fotografia de Larry Ditto/age fotostock.)

Os pesquisadores determinaram então o número médio de filhotes gerado pelos diferentes tipos de machos. Os machos dominantes de uma coalizão geraram em média 6,1 filhotes; os machos subordinados de uma coalizão produziram 0 filhote; e os machos que se exibiram sozinhos geraram 0,9 filhote em média. Com esses dados, podemos avaliar a aptidão do macho subordinado na coalizão. Por ser parte de uma coalizão, o macho subordinado renuncia a reprodução como um macho solitário, o que teria permitido que ele gerasse 0,9 filhote. Assim, seu custo de altruísmo é 0,9 filhote. Ao ajudar seu irmão ou meio-irmão a ter grande sucesso na atração de fêmeas, ele permite que seu irmão gere 6,1 filhotes. Como aprendemos, o coeficiente de parentesco médio do macho subordinado ao seu irmão é 0,42. Dessa forma, o benefício de aptidão indireta ao macho subordinado pode ser calculado como:

$$\text{Benefício de aptidão indireta} = B \times r = 6,1 \times 0,42 = 2,6$$

Isso significa que um macho subordinado obtém maior aptidão inclusiva ao auxiliar seu irmão do que ao sair por sua conta para atrair fêmeas.

O conceito de seleção familiar forneceu aos ecólogos melhor compreensão sobre as razões evolutivas subjacentes a uma ampla variedade de comportamentos altruístas e egoístas em animais. Na próxima seção, vamos explorar a evolução de um tipo extremo de comportamento altruísta no qual os indivíduos renunciam completamente à sua reprodução para ajudar a outros.

Espécies eussociais levam as interações sociais ao extremo

Vimos que muitos animais são sociais e interagem com indivíduos da mesma espécie de diversas maneiras. Alguns animais são tão extremamente sociais que os chamamos de *eussociais*. As espécies **eussociais** distinguem-se por quatro características:

1. Diversos adultos vivendo juntos em um grupo.
2. Gerações de pais sobrepostas e filhotes vivendo juntos no mesmo grupo.
3. Cooperação na construção do ninho e cuidado parental.
4. Dominância reprodutiva por um ou poucos indivíduos e a presença de indivíduos estéreis.

Dentre os insetos, as espécies eussociais estão limitadas à ordem Hymenoptera, que inclui abelhas, formigas e vespas, e à ordem Isoptera, que inclui os cupins (Figura 10.10). Essas espécies não despertam apenas um interesse evolutivo, como também têm papel importante nos processos do ecossistema. Os insetos eussociais polinizam as plantas, consomem plantas e animais em ampla escala e reciclam madeira e detritos orgânicos. Sua dominância no mundo é, em grande parte, decorrente do imenso sucesso da eussociabilidade. Além dos insetos, os únicos animais reconhecidos como eussociais são duas espécies de mamíferos que vivem em túneis subterrâneos na África: o rato-toupeira-pelado (*Heterocephalus glaber*) e o rato-toupeira-da-Namíbia (*Fukomys damarensis*).

Figura 10.10 Espécies eussociais. Estas formigas-cortadeiras do Texas (*Atta texana*) são uma de muitas espécies altamente sociais. Na imagem, é exibida uma rainha e suas filhas jovens cultivando um jardim de fungo dentro de seu ninho subterrâneo. (Fotografia de Alexander Wild.)

As espécies eussociais são fascinantes para os ecólogos porque a maioria dos indivíduos em um grupo eussocial renuncia à maturação e reprodução sexuais. Em vez disso, eles se especializam em tarefas que incluem defender o grupo, forrageamento para o grupo ou cuidado com a prole subsequente de seus pais. Uma vez que indivíduos não reprodutivos são especializados para essas tarefas, eles são conhecidos como *castas* estéreis. Uma **casta** consiste em indivíduos em um grupo social que compartilha um tipo especializado de comportamento.

Como é possível a seleção natural produzir indivíduos sem qualquer resultado reprodutivo e, portanto, sem qualquer aptidão direta? Para ajudar a responder a essa questão, começaremos examinando os hábitos únicos de reprodução dos insetos himenópteros.

EUSSOCIABILIDADE EM FORMIGAS, ABELHAS E VESPAS

No Capítulo 9, falamos sobre o comportamento reprodutivo único dos insetos himenópteros. Você deve lembrar-se de que esse grupo de insetos gera filhos ao colocar ovos não fertilizados, e filhas ao colocar ovos fertilizados (tal método de reprodução está detalhado na Figura 10.11). Uma vez que um sexo é haploide e outro é diploide, os himenópteros têm um sistema de determinação sexual **haplodiploide**. Como veremos, esse sistema de determinação sexual ajuda a favorecer a evolução da eussociabilidade.

Eussocial Um tipo de animal social no qual os indivíduos vivem em grandes grupos com gerações sobrepostas, cooperação na construção de ninhos e cuidado parental e dominância reprodutiva por um ou poucos indivíduos.

Casta Indivíduos em um grupo social compartilhando uma forma especializada de comportamento.

Haplodiploide Sistema de determinação sexual, no qual um sexo é haploide e o outro é diploide.

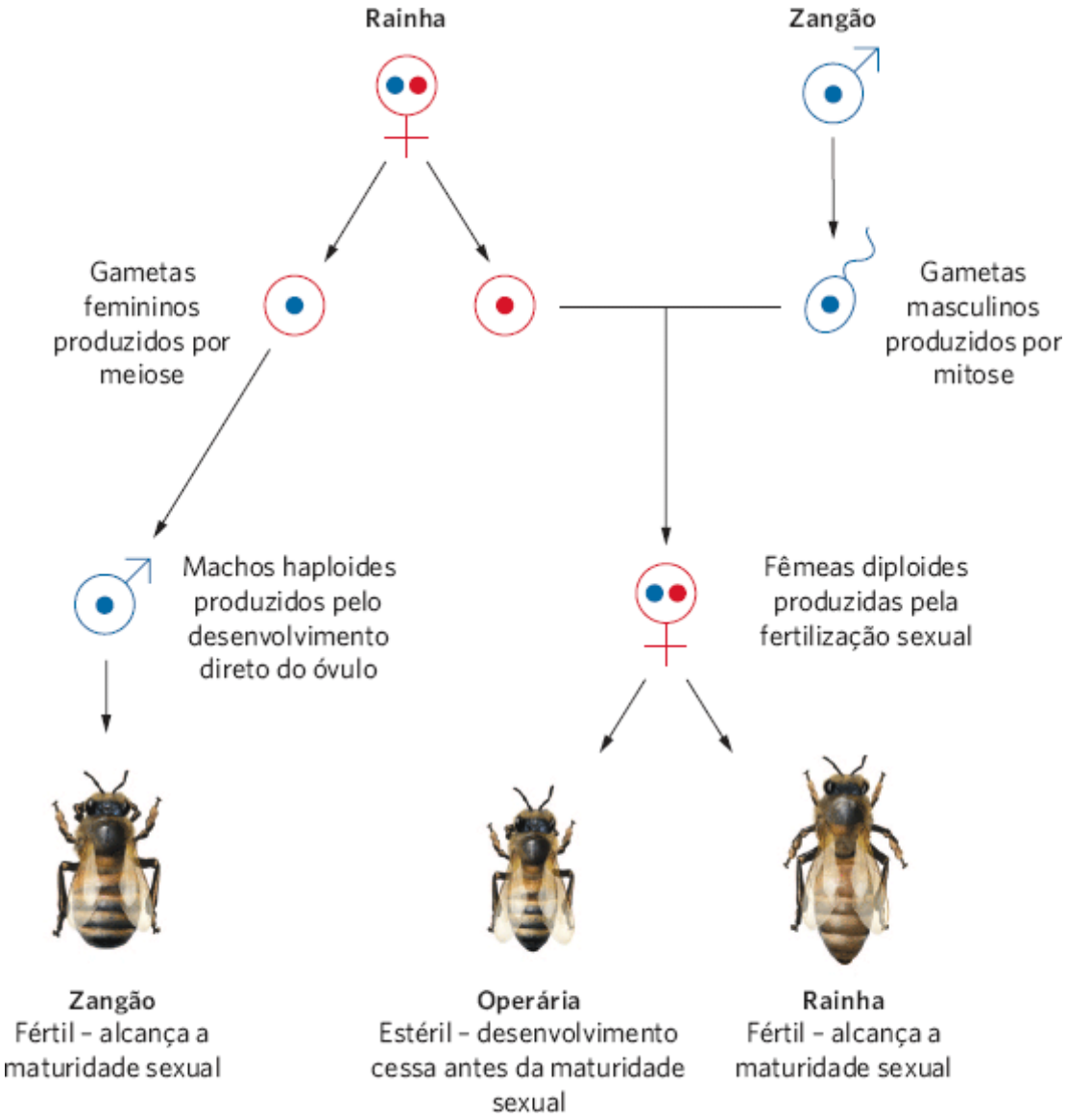


Figura 10.11 Sistema haplodiploide dos insetos himenópteros. Nas formigas, abelhas e vespas, os filhos são produzidos quando um gameta haploide da rainha permanece infertilizado e desenvolve-se em um filho haploide. As filhas são produzidas quando um gameta haploide da rainha é fertilizado por um gameta haploide do zangão e desenvolve-se em uma filha diploide.

Organização social

As sociedades de insetos eussociais são dominadas por uma ou algumas fêmeas que depositam ovos, chamadas **rainhas**. As rainhas nas colônias de formigas, abelhas e vespas se acasalam somente uma vez durante suas vidas e armazenam espermatozoides suficientes para produzir todos os seus filhos (até 1 milhão ou mais de filhos em um período de 10 a 15 anos em algumas formigas). A progênie não reprodutiva de uma rainha obtém alimentos e cuida do desenvolvimento de seus irmãos e irmãs, alguns dos quais tornam-se sexualmente maduros, deixando a colônia para se acasalar e estabelecer novas colônias.

Como discutido no Capítulo 9, as sociedades das abelhas melíferas têm uma organização simples. A prole de uma rainha é dividida entre uma casta de operárias, que são todas fêmeas, e uma casta reprodutiva que consiste em zangões e futuras rainhas. A transformação de um indivíduo em uma operária estéril ou uma fêmea fértil é determinada pelo tempo que a larva é alimentada com geleia real. Como resultado, a casta operária representa um estágio interrompido no desenvolvimento das fêmeas reprodutivas; elas cessam o desenvolvimento de sua maturidade sexual. O comportamento eussocial aparece em grande número de espécies de himenópteros.

Coeficientes de parentesco

A haplodiploidia é importante para a evolução dos animais eussociais, pois cria fortes assimetrias nos coeficientes de parentesco. A rainha tem a mesma relação genética com os filhos, assim como tem com as filhas ($r = 0{,}50$), de modo que pode ser relativamente indiferente ao sexo de sua prole reprodutiva (os zangões e novas rainhas que deixam o ninho), especialmente quando a razão sexual entre os indivíduos reprodutivos em outras colmeias locais for quase igual. Entretanto,

o parentesco entre irmãos é bastante único nos himenópteros. Se uma rainha tiver se acasalado com um único zangão, então todas as fêmeas têm o mesmo conjunto de genes de seu pai haploide. Isso faz com que as fêmeas sejam mais próximas umas das outras do que é típico em um sistema de acasalamento diploide. No sistema haplodiploide de acasalamento, o coeficiente de parentesco entre uma fêmea particular e suas irmãs é 0,75. Em contraste, seus irmãos são haploides e, assim, não contêm quaisquer genes do zangão, de modo que o coeficiente de parentesco médio entre uma fêmea particular e seus irmãos é 0,25. Esse parentesco distorcido favorece a evolução de grupos sociais que apresentem operárias fêmeas não reprodutivas.

Para compreender como o haplodiploidismo favorece a eussociabilidade, podemos comparar as opções diferentes para obtenção de aptidão nesses organismos. Por exemplo, uma fêmea operária que crie uma irmã fértil recebe o benefício de aptidão daquele indivíduo multiplicado pelo coeficiente de parentesco (r = 0,75). Quando uma fêmea cria sua própria prole, ela recebe o mesmo benefício de aptidão multiplicado pelo coeficiente de parentesco entre mãe e sua filha (r = 0,50). Isso significa que a aptidão indireta obtida do cuidado com uma irmã excede a aptidão direta que poderia ser obtida do cuidado com uma filha. Assim, é mais provável que a cooperação seja maior entre as castas somente com fêmeas que as castas de macho, ou, especialmente, que entre as castas mistas. Isso pode explicar o motivo de as operárias em sociedades de himenópteros serem todas fêmeas.

Rainha A fêmea dominante, que coloca ovos em sociedades de insetos eussociais.

O fato de que as operárias são três vezes mais próximas de suas irmãs que de seus irmãos também pode explicar por que ninhadas de indivíduos reprodutivos normalmente favorecem as fêmeas, por aproximadamente três para um em uma base ponderada, apesar da indiferença da rainha à razão sexual. Quando uma operária fêmea pode ajudar a criar mais fêmeas que machos reprodutivos, sua própria aptidão inclusiva pode, na verdade, ser maior do que seria se ela criasse uma linhagem própria com uma quantidade igual de machos e fêmeas. Sob tais circunstâncias, não é surpresa que as castas estéreis tenham evoluído.

EUSSOCIABILIDADE EM OUTRAS ESPÉCIES

Embora os himenópteros estejam dentre os mais conhecidos insetos eussociais, existem algumas outras espécies que também são eussociais, tais como os cupins e um grupo de mamíferos conhecido como os ratos-toupeiras-pelados. Diferentemente dos himenópteros haplodiploides, os últimos dois grupos são diploides.

Cupins

As colônias de cupins podem ser estruturas imensas, dominadas por um par de parceiros chamados de rei e rainha (Figura 10.12A). Uma vez que a função da rainha é quase totalmente limitada à produção de ovos, seu abdome é brutalmente distendido para possibilitar que ela produza milhares de ovos (Figura 10.12B). O rei e a rainha geram filhos e filhas por reprodução sexuada. Com algumas poucas exceções, esses filhos e filhas podem atuar como operários na sociedade de cupins; no entanto, permanecem imaturos sexualmente, a menos que o rei ou a rainha morra. Muitas espécies de cupins também apresentam uma segunda casta de indivíduos não reprodutivos, conhecidos como *soldados*. Como seu nome infere, os soldados auxiliam na defesa do ninho contra intrusos, como as formigas. Os soldados geralmente apresentam uma cabeça muito grande, que pode ser usada para bloquear as aberturas do ninho para impedir a entrada de formigas.

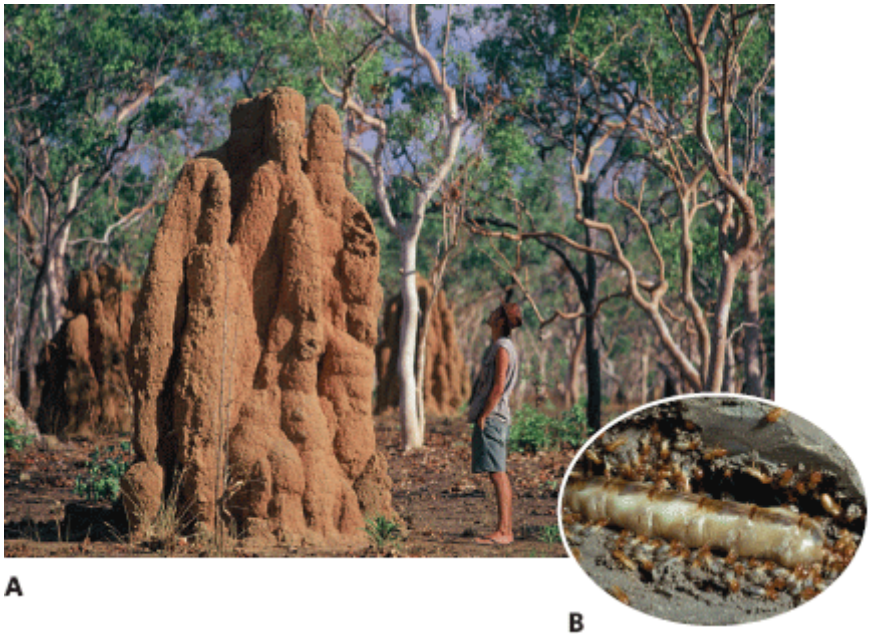


Figura 10.12 Colônias de cupins. **A.** Uma imensa colônia de cupins localizada no território norte da Austrália. **B.** Uma rainha de cupim (*Macrotermes gilvus*) vivendo profundamente dentro de uma colônia cercada por soldados. Uma vez que sua função primária é a produção de ovos, o seu abdome é muito maior que o dos soldados e operários. (Fotografias de (A) Thomas P. Widmann/picture-alliance/DUMONT Bildar/Newscon and (B) Anthony Bannister/NHPA/Science Source.)

Ratos-toupeiras

Existem dúzias de espécies de ratos-toupeiras, mas apenas duas são conhecidas por serem eussociais: o rato-toupeira-pelado e o rato-toupeira-da-Namíbia. Esses roedores vivem em túneis subterrâneos nas savanas africanas em colônias de até 200 indivíduos. Nos ratos-toupeiras-pelados, uma única rainha e diversos reis são responsáveis por toda a reprodução da colônia e todos os indivíduos são diploides (Figura 10.13). Embora os operários do grupo sejam capazes de se reproduzirem, eles renunciam à reprodução em favor do cuidado com os irmãos mais jovens e com a colônia. Uma pesquisa atual sugere que os machos subordinados e as fêmeas não fazem isso voluntariamente. Em vez disso, a fêmea dominante os assedia, de modo a deixá-los estressados; o estresse reduz os níveis de hormônios sexuais nos subordinados e torna-os menos motivados para reprodução.

ORIGENS DA EUSSOCIABILIDADE

A partir de sua distribuição por uma ampla variedade de espécies distantes, abrangendo desde himenópteros a mamíferos, está claro que a eussociabilidade evoluiu independentemente muitas vezes. Mesmo nos himenópteros, a eussociabilidade parece ter evoluído diversas vezes. Isso indica que a eussociabilidade não ocorreu em virtude de uma única mutação em um ancestral, fazendo com que todas as espécies descendentes fossem eussociais atualmente. É tentador concluir que a eussociabilidade seja causada por um sistema de determinação sexual haplodiploide; contudo, muitas espécies haplodiploides não são eussociais e algumas espécies eussociais (p. ex., cupins e ratos-toupeiras) não são haplodiploides. Com base nessas observações, somos levados a concluir que, embora o haplodiploidismo pareça favorecer a evolução do comportamento eussocial, proporcionando grandes efeitos na aptidão indireta quando os operários renunciam à reprodução para ajudar seus irmãos, não é necessário um comportamento eussocial para que haja evolução.

Figura 10.13 Ratos-toupeiras-pelados. O rato-toupeira-pelado é uma das duas espécies de mamíferos que são eussociais. Nesta fotografia, uma rainha está descansando em cima de operários. (Fotografia de Raymond Mendez/Animals Animals/Earth Scenes.)

Ao longo de nossa discussão, focamos na importância do coeficiente de parentesco com a ideia de que o coeficiente precisasse ser relativamente alto para favorecer a eussociabilidade. No entanto, essa equação também poderia ser satisfeita se o custo da renúncia pessoal à reprodução fosse muito baixo. Se indivíduos que escolhessem deixar uma colônia tivessem uma baixíssima chance de sobrevivência e de estabelecimento de uma nova colônia, então a aptidão direta seria muito baixa. Nos ratos-toupeiras-pelados, por exemplo, alguns indivíduos deixam a colônia natal para formar novas colônias; contudo, a maioria dessas pequenas colônias novas não persiste por mais de 1 ano. Como resultado, seria muito pequeno o custo da renúncia à reprodução – em termos de aptidão direta perdida. Quando esse custo é pequeno, um grande coeficiente de parentesco não é mais necessário para favorecer o comportamento eussocial.

As origens do comportamento eussocial ainda são debatidas ativamente. Muitos pesquisadores argumentaram que ele foi favorecido pela aptidão inclusiva da prole estéril e altruísta; outros argumentam que ele evoluiu para aumentar a aptidão direta dos pais que forçam a prole a renunciar à reprodução. Assim como muitas questões biológicas, a pesquisa contínua provavelmente vai fornecer novos *insights* que vão nos auxiliar a entender as sociedades eussociais.

As relações comportamentais entre os insetos sociais representam um extremo do contínuo de organização social, de animais que vivem sozinhos exceto para se reproduzir até aqueles que se agregam em grandes grupos organizados em um comportamento complexo. Independentemente de sua complexidade, todos os comportamentos sociais equilibram os custos e benefícios para o indivíduo, e a magnitude desses custos e benefícios costuma ser determinada pelas condições ecológicas nas quais esses comportamentos existem. Assim como a morfologia e a fisiologia, o comportamento é fortemente influenciado por fatores genéticos e, portanto, está sujeito a modificações evolutivas pela seleção natural. A evolução do comportamento torna-se complicada quando os indivíduos interagem dentro de um ambiente social, e os interesses dos indivíduos em uma população podem ser coincidentes ou conflitantes. A compreensão da resolução evolutiva do conflito social em sociedades animais continua a ser uma das preocupações mais desafiadoras e importantes da biologia.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

GALINHAS INTIMIDADAS*

Galinhas domésticas. A sobrevivência de galinhas e a produção de ovos dependem não apenas dos atributos de cada galinha, mas também da maneira como cada uma interage com as outras em sua gaiola. (Fotografia de Phillip Hayson/Photo Researchers, Inc.)

O comportamento social de animais na natureza é intrinsecamente interessante; contudo, a compreensão do comportamento social também apresenta aplicações práticas para animais domésticos. Há custos e benefícios de se criar animais domesticados em grandes grupos. Criar animais como porcos e galinhas em altas densidades é mais eficiente porque requer menos espaço. No entanto, como vimos, viver em altas densidades tem desvantagens que incluem o aumento do risco de transmissão de doenças, da competição e de lutas. Para os criadores de animais domésticos, criá-los em alta densidade significa menos animais saudáveis e lucros menores. Contudo, durante as duas últimas décadas, os pesquisadores com mais conhecimento sobre a vida em grupo têm contribuído para uma criação mais produtiva de animais domésticos. Algumas dessas pesquisas pioneiras foram feitas com galinhas (*Gallus gallus*).

As galinhas são bem conhecidas por brigarem quando são criadas amontoadas. Por exemplo, se uma delas tiver uma pequena lesão que cause uma mancha de sangue em suas penas, outras galinhas começarão a bicar aquele ponto, aumentando a lesão. Durante esse processo, algumas galinhas vão ficar manchadas com sangue e outras, por sua vez, também vão bicá-las. Esse comportamento incessante é a origem da expressão inglesa *hen-pecked*. As brigas entre galinhas podem reduzir a saúde geral e a produção de ovos, e podem até causar a morte das galinhas. De fato, as brigas podem causar tanta perda nos lucros de produtores de aves, que existe uma prática de longa data de se cortar as pontas dos bicos para reduzir as lesões. Apesar de o corte dos bicos ser eficiente na redução de brigas e canibalismo, é uma prática controversa e foi banida da União Europeia em 2011. Tal fato motivou os produtores de animais a encontrar alternativas para redução de brigas entre animais domésticos amontoados.

O método tradicional de criação de animais tem sido selecionar os indivíduos com melhor crescimento, sobrevivência ou outros atributos, como maior produção de ovos. Após décadas de seleção desses atributos, a quantidade de variação herdável é bem baixa, o que torna difícil realizar seleção adicional. Em meados da década de 1990, no entanto, os pesquisadores descobriram que poderiam causar respostas significativas na seleção se baseassem sua seleção nos grupos de galinhas com melhor desempenho social do que simplesmente nos indivíduos. Grupos de galinhas foram engaiolados juntos, e aquelas gaiolas com a maior sobrevivência foram usadas para gerar a prole para a próxima geração. No início do experimento, a mortalidade anual de galinhas era de 68%. Após seis gerações de seleção dos grupos com melhor sobrevivência, a mortalidade de galinhas caiu para 9%, semelhante à mortalidade de galinhas criadas isoladas, sem oportunidade para brigar. Além disso, a produção de ovos ao longo da vida aumentou drasticamente, de 91 ovos por galinha na primeira geração para 237 ovos por galinha na sexta geração. O aumento da produção de ovos foi causado pelas galinhas que viveram mais e por aquelas com melhor condição física, possibilitando que elas depositassem mais ovos por dia. Esses dados sugerem que selecionar os melhores grupos sociais pode reduzir as brigas a um nível que eliminaria a necessidade de cortar os bicos das galinhas.

Durante os últimos 5 anos, os pesquisadores começaram a entender por que a seleção de grupos sociais de animais pode causar aumentos tão dramáticos na produção animal. Tradicionalmente, os biólogos têm se focalizado somente na herdabilidade dos atributos de um indivíduo isolado. Contudo, o desempenho de um indivíduo não depende apenas dele, mas também da maneira como interage com os outros indivíduos. Por exemplo, se um indivíduo for particularmente agressivo e viver em um grupo de outros indivíduos agressivos, o grupo vai gastar mais tempo brigando e mais mortes vão ocorrer. Por outro lado, um grupo social com indivíduos que briguem menos uns com os outros terão menos estresse, melhor saúde e taxa de mortalidade reduzida. Uma vez que animais sociais interagem com indivíduos da mesma espécie, precisamos considerar a herdabilidade de atributos não somente quando um indivíduo vive sozinho, mas também quando ele vive em um grupo social. Nas galinhas, por exemplo, a herdabilidade da sobrevivência para um indivíduo pode ser bastante baixa; contudo, quando as interações sociais são incluídas, a herdabilidade do atributo pode ser duas a três vezes maior, porque as interações sociais afetam a sobrevivência. Resultados semelhantes foram observados em outras criações, incluindo porcos domésticos (*Sus scrofa*) e mexilhões (*Mytilus galloprovincialis*). Tudo isso sugere que, ao considerarmos as interações sociais dos animais, é possível aperfeiçoar a produção agrícola dos animais domésticos.

Fontes: Muir WM. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: Selection program and direct responses. *Poultry Science* 1996; 75: 447-458.
Wade MJ *et al.* Group selection and social evolution in domesticated animals. *Evolutionary Applications* 2010; 3: 453-465.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Viver em grupos tem custos e benefícios.** Os benefícios da vida social incluem o efeito de diluição, no qual, em grupos grandes, presas têm menor probabilidade de serem mortas por um predador, necessidade reduzida de vigilância individual e capacidade ampliada para encontrar alimentos e parceiros. Os custos incluem aumento na visibilidade de predadores, risco aumentado de transmissão de parasitas e patógenos e maior competição por alimentos. Em resposta à vida social, muitas espécies desenvolveram a habilidade de estabelecer territórios e hierarquias de dominação para lidar com as interações individuais.

■ **Há muitos tipos de interações sociais.** Ao prever interações em termos de doadores e receptores, é possível identificar quatro tipos de interações sociais: cooperação, egoísmo, malignidade e altruísmo. A cooperação e o egoísmo de doadores devem ser favorecidos pela seleção natural, enquanto malignidade não. O altruísmo pode ser favorecido quando o receptor de uma ação altruísta for um parente próximo do doador, como medido pelo coeficiente de parentesco.

■ **Espécies eussociais levam as interações sociais ao extremo.** Os animais eussociais consistem em muitos indivíduos vivendo juntos, com indivíduos dominantes se reproduzindo e subordinando os outros a renunciarem à reprodução. As espécies eussociais são comuns entre as espécies haplodiploides de abelhas, formigas e vespas; no entanto, também existem em espécies diploides de cupins e em pelo menos duas espécies de mamíferos. Um alto coeficiente de parentesco favorece a evolução do comportamento eussocial, mas não é necessário. Igualmente importante pode ser a presença de baixo custo de aptidão perdida em espécies com baixa probabilidade de deixar o grupo e se reproduzir por conta própria.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Se a vida em grupos grandes tem custos e benefícios, sob quais condições a seleção natural favoreceria a vida em grupo?

2. Por que indivíduos poderiam desistir de defender territórios se a densidade de sua população aumentasse?

3. Explique os custos e os benefícios que poderiam influenciar o tamanho ótimo do bando em aves.

4. Por que a seleção natural não deve favorecer o comportamento de malignidade?

5. De que modo ajudar um parente aprimoraria a aptidão de quem ajuda?

6. Na explicação da seleção de família para a evolução do altruísmo, por que o benefício para o receptor é ponderado pelo coeficiente de parentesco com o doador?

7. Por que os comportamentos egoístas são menos favorecidos quando o doador e o receptor são parentes?

8. Compare o coeficiente de parentesco entre irmãos e irmãs em organismos diploides com organismos haplodiploides.

9. Como um sistema de determinação sexual haplodiploide favorece a evolução da eussociabilidade?

10. Que evidência existe para que um sistema de determinação sexual haplodiploide não seja necessário para a evolução da eussociabilidade?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | COMO A VIDA EM GRUPOS AFETA O RISCO DE PREDAÇÃO

Como discutimos, a vida em grupos apresenta diversos custos e benefícios potenciais. Para determinar se viver em cardumes proporcionou um benefício antipredação para o vairão (peixe-fluvial), os pesquisadores colocaram diferentes quantidades deles em aquários e determinaram quantas vezes predadores de uma espécie maior se aproximavam de cardumes de tamanhos diferentes. Usando os dados da tabela e seu conhecimento sobre cálculo de desvios padrões amostrais do Capítulo 2, calcule as médias e os desvios padrões para o número de aproximações de um predador por minuto em função de tamanhos diferentes de cardumes. Em seguida, plote as médias e os desvios padrões da amostra usando um gráfico linear.

Com base nesses dados, o que você pode concluir sobre o efeito do tamanho do cardume na probabilidade de predação por espécies maiores?

	TAMANHO DO CARDUME DOS VAIRÕES				
TESTE	3	5	10	15	20
1	0,9	0,7	0,4	0,4	0,1
2	0,8	0,8	0,5	0,5	0,1
3	0,7	0,9	0,6	0,3	0,2

4	1,1	0,6	0,8	0,2	0,3
5	1,0	1,0	0,7	0,6	0,3
NÚMERO MÉDIO DE APROXIMAÇÕES/MINUTO					
DESVIO PADRÃO					

*N.R.T.: O autor usa uma gíria inglesa *hen-pecked chickens* que se aplica ao indivíduo que é intimidado por um igual próximo, sendo muito usada em inglês para se referir a maridos que são intimidados por suas esposas.

CAPÍTULO 11

Distribuições Populacionais

Lagarto-de-colar macho. Os machos dessa espécie apresentam um pescoço cor de laranja brilhante, que intimida outros machos e atrai as fêmeas. (Fotografia de François Gohier/Photo Researchers, Inc.)

O Retorno do Lagarto-de-colar

Quando Alan Templeton era escoteiro, ele encontrou seus primeiros lagartos-de-colar (*Crotaphytus collaris*), também conhecidos como "habitantes" da montanha, nas Montanhas Ozark do Missouri. Ele ficou impressionado com os machos de cores vivas, que corriam pelas aberturas da floresta que pontilhavam as montanhas. Duas décadas depois, ele retornou às Montanhas Ozark como professor de Biologia na Universidade de Washington em St. Louis, e ficou chocado ao descobrir que a maioria dos lagartos havia desaparecido. Ele iniciou uma série de pesquisas para identificar as causas do declínio e determinar as etapas que poderiam restaurar a população do lagarto.

O lagarto-de-colar é um animal fascinante que se alimenta de insetos como os gafanhotos. Ele prefere viver em áreas secas e abertas e apresenta uma abrangência geográfica que se estende do Kansas até o México; o Missouri encontra-se na fronteira leste dessa abrangência. Embora uma grande parte das Montanhas Ozark contenha florestas, nestas, existem aberturas (ou clareiras) que contêm rochas expostas com condições quentes e secas que proporcionavam um *habitat* adequado para os lagartos. Esses *habitats* pequenos e fragmentados eram, anteriormente, circundados por savanas e florestas com sub-bosques abertos. Ao longo do tempo, esses *habitats* começaram a mudar.

"Ao longo do tempo, as populações do lagarto nas clareiras declinaram e a abrangência geográfica diminuiu; apenas algumas poucas clareiras continuaram a sustentar as populações do lagarto."

Nas Montanhas Ozark, incêndios florestais eram historicamente comuns; eles removiam as pequenas árvores do sub-bosque e as folhas que se acumulavam espalhadas pelo piso da floresta. Os incêndios florestais também eram importantes para manter as clareiras como áreas abertas e ensolaradas. Contudo, na década de 1940, a implantação de uma campanha nacional para diminuir os incêndios florestais causou a invasão das clareiras por árvores de cedros-vermelhos (*Juniperus virginiana*). Os cedros sombrearam as clareiras e as tornaram mais frias, o que não ajuda no crescimento de um ectotérmico como o lagarto-de-colar. A sombra também reduziu a quantidade de insetos, suas presas, incluindo os gafanhotos. Assim, as clareiras tornaram-se menos adequadas para o lagarto. Com o tempo, suas populações nas clareiras declinaram e sua abrangência geográfica diminuiu. Apenas algumas poucas clareiras continuaram a sustentar as populações do lagarto; além disso, aparentemente, não havia movimentação do lagarto das clareiras ocupadas para as outras desocupadas.

Templeton *et al.* iniciaram sua pesquisa na década de 1980 e descobriram que muitas clareiras anteriormente ocupadas por lagartos deixaram de apresentar qualquer população de lagarto; eles realizaram diversas etapas para restaurar aquelas populações. Primeiramente, cortaram os cedros em diversas clareiras para tornar o *habitat* mais adequado; em seguida, reintroduziram os lagartos em três locais. Marcaram os animais para estimar a abundância e a densidade de cada população e para determinar se os lagartos que introduziram se dispersariam para as clareiras vizinhas. Os eventos de dispersão foram raros e nenhuma das clareiras vizinhas foi colonizada, apesar do fato de algumas delas estarem somente a 50 m de distância. Assim como os cedros que causavam sombras nas clareiras, o denso sub-bosque da floresta e a acumulação de serapilheira sombrearam significativamente o solo, o que tornou a floresta mais fria e causou a redução da abundância de insetos. Nesse ponto, os pesquisadores perceberam que tinham duas tarefas – eles precisavam melhorar o *habitat* das clareiras, onde os lagartos passavam a maior parte do seu tempo, e também o *habitat* florestado, através do qual os lagartos transitavam quando dispersavam de uma clareira para outra.

Em cooperação com o Departamento de Conservação do Missouri, a equipe utilizou incêndios controlados para queimar os cedros em muitas clareiras, bem como as pequenas árvores de sub-bosque e folhas no *habitat* da floresta. Os lagartos responderam tão bem que, em apenas 2 meses após a queimada, começaram a colonizar novas clareiras. Em 2011, Templeton *et al.* relataram que a partir das três clareiras originais nas quais os lagartos foram reintroduzidos, eles finalmente se espalharam para mais de 140 clareiras. Queimar o *habitat* florestado possibilitou a entrada de mais luz solar e aumentou dramaticamente a quantidade de gafanhotos para os lagartos comerem enquanto transitavam entre as clareiras.

O grande sucesso na recuperação do lagarto-de-colar exigiu que os pesquisadores compreendessem as suas necessidades de *habitat* e reconhecessem que a população regional era de fato composta por muitas pequenas populações interconectadas em uma grande área geográfica. Neste capítulo, exploraremos como a distribuição espacial e a movimentação de indivíduos entre os *habitats* influenciam a persistência das espécies a longo prazo.

Fontes: Templeton AR. The transition from isolated patches to a metapopulation in the eastern collared lizard in response to prescribed fires. *Ecology* 92 (2011): 1736-1747.
Restoration as science: The case of the collared lizard. *Science Daily*, August 22, 2011, http://www.sciencedaily.com/releases/2011/08/110822091918.htm

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A distribuição das populações é limitada aos *habitats* ecologicamente adequados.
- As distribuições populacionais têm cinco características importantes.
- As propriedades de distribuição das populações podem ser estimadas.
- A abundância e a densidade populacionais estão relacionadas com a abrangência geográfica e o tamanho corporal adulto.
- A dispersão é essencial para a colonização de novas áreas.
- Muitas populações vivem em manchas de *habitat* distintas.

▶ Nos capítulos anteriores, enfocamos o nível individual da ecologia. A história do lagarto-de-colar demonstra que estudar ecologia no nível populacional também é fascinante, e pode resultar em aplicações no mundo real. Neste capítulo, enfocaremos a **estrutura espacial** das populações, que é definida como o padrão de densidade e espaçamento dos indivíduos. Iniciaremos examinando como a distribuição do *habitat* adequado afeta a distribuição das populações, incluindo as pragas invadindo uma região. Em seguida, discutiremos as muitas propriedades das distribuições populacionais e examinaremos como estimamos essas propriedades. Depois disso, investigaremos a importância da movimentação dos indivíduos entre as manchas de *habitat*. Finalmente, aprenderemos como a promoção de faixas de *habitat* favorável pode

facilitar o deslocamento dos indivíduos entre *habitats*, ajudando a assegurar a persistência das populações ao longo do tempo.

Estrutura espacial O padrão de densidade e espaçamento dos indivíduos em uma população.

A distribuição das populações é limitada aos habitats ecologicamente adequados

Conforme observamos nos capítulos anteriores, o mundo natural varia de um local para outro. No início deste capítulo, vimos que os lagartos-de-colar habitavam manchas de *habitat* conhecidas como clareiras, entremeadas em uma floresta. No entanto, à medida que essas clareiras foram invadidas por cedros, tornaram-se menos adequadas para os lagartos-de-colar. Nesta seção, exploraremos como os ecólogos determinam a adequabilidade dos *habitats*; veremos que ter conhecimento dessa característica do *habitat* é crucial para compreender onde uma espécie é capaz de viver e o tamanho da abrangência geográfica que consegue alcançar.

DETERMINAÇÃO DE HABITATS ADEQUADOS

No Capítulo 1 mencionamos que o nicho de uma espécie inclui o intervalo de condições abióticas e bióticas que ela é capaz de tolerar. Agora estamos prontos para discutir esse ponto. Para explorar o conceito de nicho, os cientistas consideram útil traçar uma distinção entre o *nicho fundamental* e o *nicho percebido* de uma espécie.

O **nicho fundamental** de uma espécie é o intervalo de condições abióticas sob as quais as espécies podem persistir. Isso inclui o intervalo de condições de temperatura, umidade e salinidade que permitem a uma população sobreviver, crescer e se reproduzir.

Embora uma espécie possa viver considerando somente as condições do seu nicho fundamental, muitos locais favoráveis podem permanecer desocupados em virtude de outras espécies ali presentes. Por exemplo, a presença de competidores, predadores e patógenos com frequência pode impedir a persistência de uma população em uma área, apesar da existência de condições abióticas favoráveis. O intervalo de condições abióticas e bióticas sob as quais uma espécie persiste é o seu **nicho percebido**, o qual determina a *abrangência geográfica* de uma espécie ou de diversas populações que compõem uma espécie. A **abrangência geográfica** é uma medida da área total ocupada por uma população. Por exemplo, a castanheira-americana (*Castanea dentata*) já foi uma árvore muito comum nas florestas do leste dos EUA, pois crescia e se reproduzia bem sob as condições abióticas e bióticas que existiam na região por milhares de anos. No entanto, por volta de 1900, um fungo (*Cryphonectria parasitica*), introduzido da Ásia, causou uma doença mortal conhecida como ferrugem-da-castanheira. O fungo se propagou rapidamente por todas as florestas do leste e matou bilhões de árvores. Como resultado dessa interação biótica entre as castanheiras e o fungo, restam poucos locais onde as árvores adultas podem persistir. Em resumo, o fungo causou uma grande redução no nicho percebido da castanheira-americana.

Quando pensamos a respeito da abrangência geográfica de uma espécie ou de uma população, precisamos perceber que, com frequência, os indivíduos não ocupam todos os locais de sua abrangência. Isso porque o clima, a topografia, os solos, a estrutura da vegetação e outros fatores influenciam a abundância de indivíduos. Considere o caso da árvore do bordo-de-açúcar. Conforme demonstrado na Figura 11.1, sua abrangência geográfica inclui o nordeste dos EUA e o sudeste do Canadá. Sua distribuição é limitada pelas temperaturas frias de inverno na fronteira norte de sua abrangência, pelas secas de verão na fronteira oeste, e pelas temperaturas quentes de verão na fronteira ao sul. No entanto, por toda a sua abrangência, o bordo-de-açúcar não ocupa toda a área. Por exemplo, ele não consegue viver em pântanos, dunas de areia recentemente formadas, áreas recentemente queimadas e diversos outros *habitats* situados fora do seu nicho fundamental. Em consequência, a sua abrangência geográfica de fato é composta por um mosaico de áreas menores ocupadas e desocupadas.

A distribuição de um arbusto conhecido como "flor-de-couro-de-Fremont" (*Clematis fremontii*) fornece um excelente exemplo de como uma variação em pequena escala no ambiente pode criar abrangências geográficas que são compostas por pequenas manchas de *habitats* adequados. Conforme ilustrado na Figura 11.2, um levantamento da abrangência geográfica da planta em 1945 descobriu que ela estava restrita a apenas três condados no estado do Missouri.* Acredita-se que essa pequena abrangência seja resultado de condições climáticas e interações competitivas com plantas ecologicamente similares. Nessa abrangência geográfica, a planta está restrita a solos secos e rochosos em afloramentos de calcário, conhecidos como *clareiras de calcário*, que são similares às clareiras frequentadas pelo lagarto-de-colar discutidas no início deste capítulo. Pequenas variações na elevação e na qualidade do solo confinam ainda mais essas plantas, em cada clareira de calcário, aos sítios com estruturas, umidade e nutrientes de solo adequados. Agrupamentos locais que ocorrem em cada um desses sítios são compostos por indivíduos que estão homogeneamente distribuídos no espaço. Em outras palavras, embora a flor-de-couro-de-Fremont tenha uma abrangência geográfica que inclui três condados, sua distribuição é em grupos nessa região, em virtude das suas exigências de *habitat* restritas.

Nicho fundamental Intervalo de condições abióticas sob as quais as espécies podem persistir.

Nicho percebido Intervalo de condições abióticas e bióticas sob as quais uma espécie persiste.

Abrangência geográfica Medida da área total ocupada por uma população.

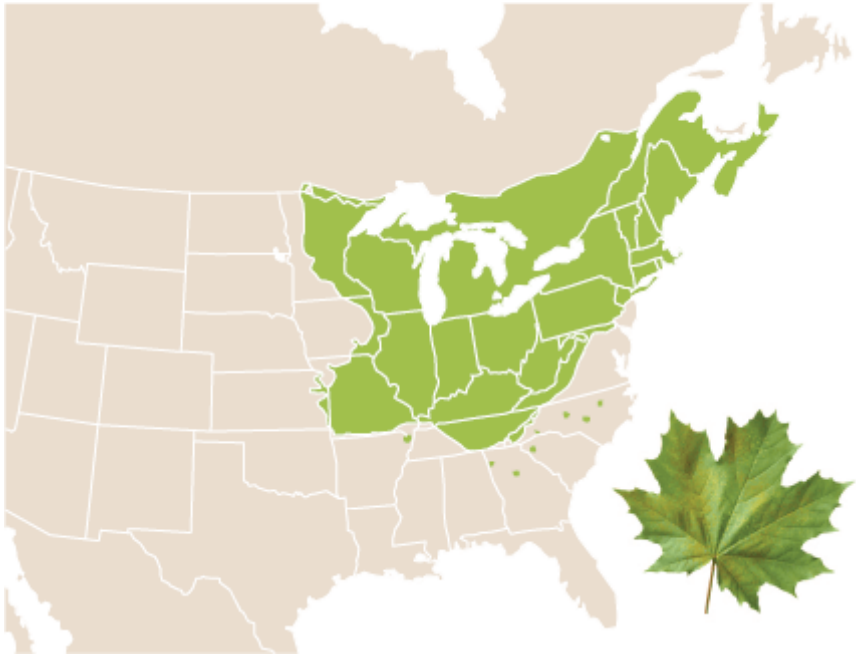


Figura 11.1 Abrangência geográfica do bordo-de-açúcar. A abrangência é limitada ao norte pelas baixas temperaturas de inverno, ao sul pelas altas temperaturas de verão, e a oeste pelas secas.

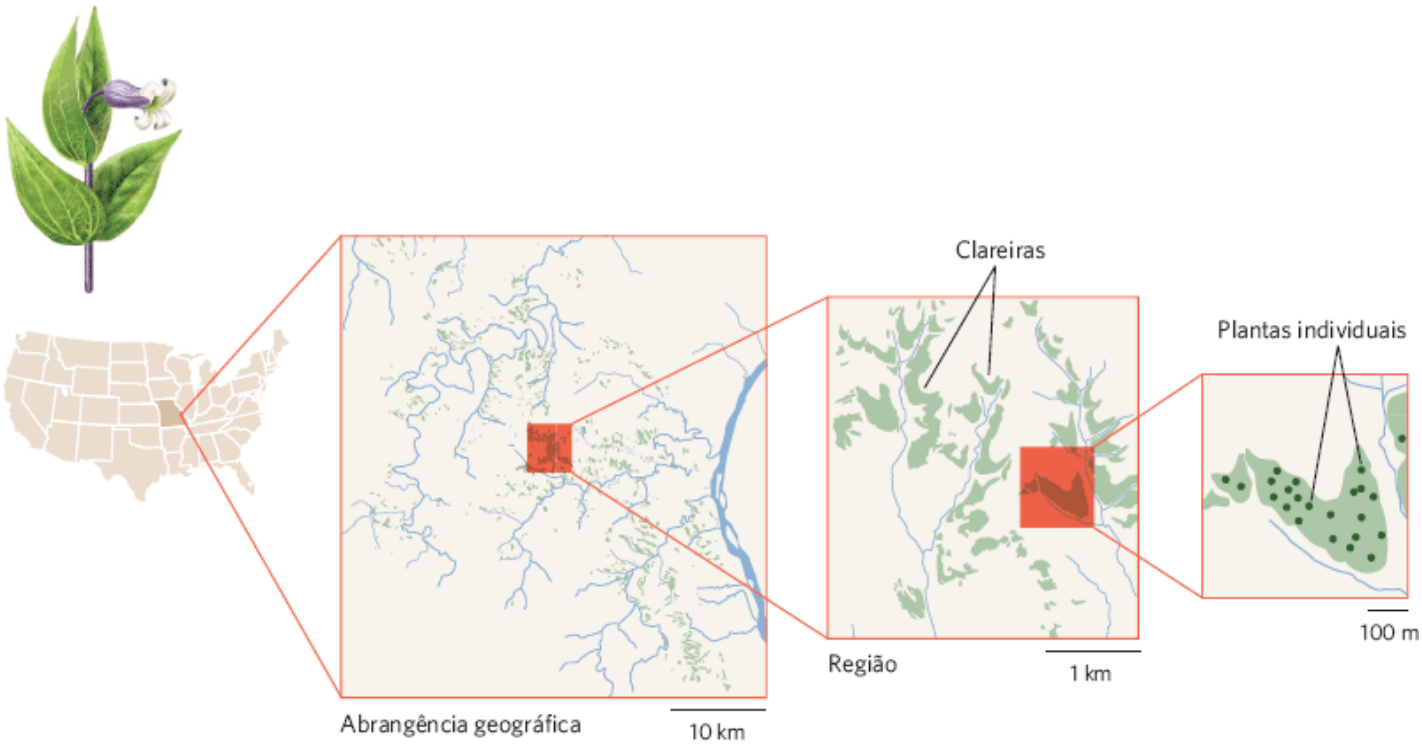


Figura 11.2 Abrangência geográfica da "flor-de-couro-de-Fremont". Em 1945, uma pesquisa descobriu que esta espécie de arbusto era encontrada apenas em três condados no estado do Missouri. Nessa abrangência, os indivíduos eram encontrados vivendo apenas em afloramentos de calcário, conhecidos como clareiras. (Dados de Erickson RO. The *Clematis fremontii* var. *Reihlii* population in the Ozarks, *Annals of the Missouri Botanical Garden* 32 (1945): 413-460.)

Embora os padrões de distribuição possam sugerir que apenas determinados *habitats* são adequados, é possível testar se este é o caso. Em um experimento recente, investigadores observaram que duas espécies de flores selvagens viviam em elevações distintas na Serra Nevada da Califórnia. Uma espécie, conhecida como flor-de-macaco-rosa-de-Lewis (*Mimulus lewisii*), vive em altitudes mais altas; a outra espécie, conhecida como flor-de-macaco-vermelha (*Mimulus cardinalis*), vive em altitudes mais baixas. Ambas as espécies ocorrem em altitudes intermediárias. Para determinar se as condições ambientais causavam essas distribuições diferentes das espécies, os pesquisadores plantaram as duas espécies em locais

dentro e fora das altitudes em que elas crescem naturalmente. Os resultados desse experimento são mostrados na Figura 11.3. Ao examinar a sobrevivência das plantas, observa-se que a flor-de-macaco-rosa sobrevive bem em altitudes altas, mas pobremente em altitudes baixas. O oposto é verdadeiro com relação à flor-de-macaco-vermelha. Ao examinar o crescimento das plantas, surge um padrão similar. A flor-de-macaco-rosa cresce melhor à medida que a altitude aumenta, embora o crescimento decline sob as condições extremas de lugares mais altos. A flor-de-macaco-vermelha cresce melhor em locais mais baixos, e seu crescimento declina a cada aumento na altitude. Para cada espécie, a sobrevivência e o crescimento das populações transplantadas foram maiores quando cresceram dentro de sua abrangência de altitude natural. Quando cresceram fora de sua abrangência, ambas as espécies tiveram uma sobrevivência menor e um crescimento mais lento.

MODELAGEM DO NICHO ECOLÓGICO

Como regra geral, quanto mais adequado o *habitat*, mais uma população pode crescer. Essa relação fundamental entre o ambiente e a distribuição das populações possibilita aos ecólogos prever as distribuições reais ou potenciais das espécies. Essa capacidade de previsão apresenta diversas aplicações importantes; por exemplo, quando os biólogos desejam retirar uma espécie da beira da extinção, é necessário que eles conheçam as condições de *habitat* que a espécie requer. Com esse conhecimento, eles conseguem determinar os locais que proporcionariam a mais alta probabilidade de reintroduções bem-sucedidas. Analogamente, se uma nova espécie de praga for introduzida acidentalmente em um continente, os biólogos conseguem avaliar qual *habitat* poderia ser adequado e prever a área em que ela poderia se propagar. Isso possibilita que eles prevejam a abrangência do prejuízo que ela poderia causar.

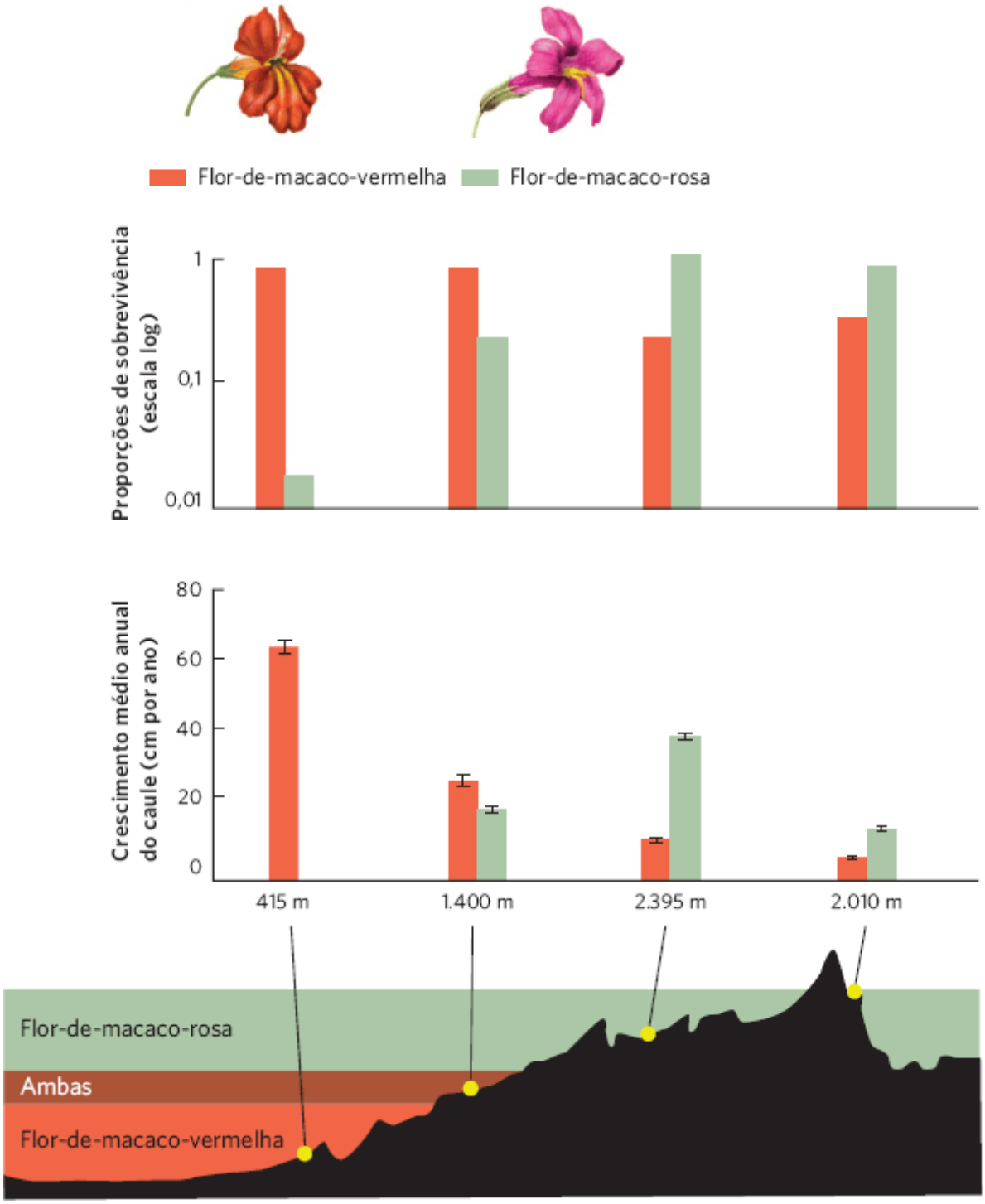


Figura 11.3 Distribuição das duas espécies da flor-de-macaco. A flor-de-macaco-vermelha é encontrada em lugares baixos, enquanto a flor-de-macaco-rosa cresce em lugares altos, conforme mostrado no perfil da montanha. Quando transplantada para jardins em diferentes altitudes, a flor-de-macaco-vermelha sobrevive melhor em lugares baixos; a rosa, por sua vez, em lugares altos. Padrões similares ocorrem com relação ao crescimento das plantas. As barras de erro são erros padrões. (Dados de Angert AL, Schemske DW. The evolution of species' distributions: Reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis and M. lewisii, Evolution* 59 (2005): 1671-1684.)

Quando existem poucos indivíduos vivendo na natureza, é um grande desafio prever a possível abrangência geográfica potencial de uma determinada população ou de todas as populações de uma dada espécie. Uma maneira pela qual os pesquisadores superaram esse desafio foi usando dados históricos sobre as distribuições das populações. Em geral, esses dados estão disponíveis em coleções de organismos preservados armazenados nos museus e herbários. Além disso, quando as espécies foram introduzidas de outros continentes, os pesquisadores puderam tentar determinar as condições de *habitat* adequado observadas no continente de origem.

O processo de determinar as condições de *habitat* adequado para uma espécie é conhecido como **modelagem de nicho ecológico**. Tendo em vista que a temperatura e a precipitação têm uma influência dominante na distribuição dos biomas, os modelistas geralmente começam mapeando os locais conhecidos de uma espécie e, em seguida, quantificam as condições ecológicas nos locais em que a espécie foi registrada. O modelista pode incluir muitas variáveis adicionais, como diferentes tipos de solo e presença de possíveis predadores, competidores, e patógenos que poderiam limitar a distribuição da

população. O intervalo de condições ecológicas que se prevê serem adequadas para uma espécie é o **envelope ecológico** da espécie. O conceito do envelope ecológico é similar ao do nicho percebido, mas este inclui as condições sob as quais uma espécie vive atualmente, enquanto o envelope ecológico é uma previsão de onde uma espécie poderia viver. Usando as condições do envelope ecológico, o modelista pode determinar quais outros locais em uma região apresentam as mesmas condições ecológicas e, portanto, poderiam servir como um *habitat* adequado adicional.

Modelagem de nicho ecológico O processo de determinar as condições de habitat adequado para uma espécie.

Modelando a dispersão de espécies invasoras

A modelagem do nicho ecológico pode ser um modo útil de prever a expansão de espécies de praga introduzidas em um continente no qual elas não viviam anteriormente. Um exemplo é a lespedeza-chinesa (*Lespedeza cuneata*), nativa do leste da Ásia. No final dos anos 1800, esta espécie de lespedeza foi levada para a Carolina do Norte para auxiliar no controle da erosão, recuperar a terra que havia sofrido mineração, e fornecer alimento para o gado. Contudo, ao longo do tempo, a planta se propagou rapidamente até o Parque Nacional Great Smoky Mountains e por todas as pastagens dos EUA, onde ela elimina as plantas nativas. Para determinar a provável abrangência da sua futura propagação, os ecólogos reuniram dados sobre as condições ambientais sob as quais a lespedeza vivia em 28 locais na Ásia. Conforme ilustrado na Figura 11.4A, em seguida, eles quantificaram o envelope ecológico em relação à lespedeza para prever toda a abrangência geográfica na Ásia. Tais dados foram usados para prever com sucesso a abrangência geográfica potencial na América do Norte. Conforme pode ser observado na Figura 11.4B, eles previram todos os locais onde a lespedeza já havia se ocupado. O modelo também prevê que a lespedeza apresenta potencial para viver em muitos outros locais, com efeitos amplamente negativos nas comunidades de plantas. O fato de nem todas essas áreas previstas apresentarem a lespedeza-chinesa sugere ainda que há fatores ecológicos adicionais importantes para a lespedeza e que não estão incluídos no modelo, ou que a lespedeza simplesmente não teve tempo suficiente para se dispersar até esses locais mais distantes.

ADEQUABILIDADE DO HABITAT E AQUECIMENTO GLOBAL

O conhecimento sobre as condições ambientais que tornam um *habitat* adequado também pode ser utilizado para compreender a alteração nas abrangências geográficas das espécies à medida que as condições ambientais do mundo são alteradas. Durante o século passado, por exemplo, a temperatura média da Terra aumentou em 0,8°C. Algumas regiões do mundo – como o Alasca e o norte do Canadá – aqueceram-se até 4°C. No relativamente raso Mar do Norte, situado entre o Reino Unido e a Noruega, as temperaturas nas águas do fundo aumentaram de 0,7°C por década desde os anos 1970. Conforme mostrado na Figura 11.5A, isso se traduz em um aumento de 2°C na temperatura desde 1977 até 2003. Tendo em vista que a maioria das espécies de peixes tem abrangências de temperaturas ótimas, poderíamos prever que o aquecimento das águas dos oceanos pode fazer com que as espécies de peixes do sul, que vivem em águas mais quentes, se desloquem para o norte.

Envelope ecológico O intervalo de variação das condições ecológicas que se prevê serem adequadas para uma espécie.

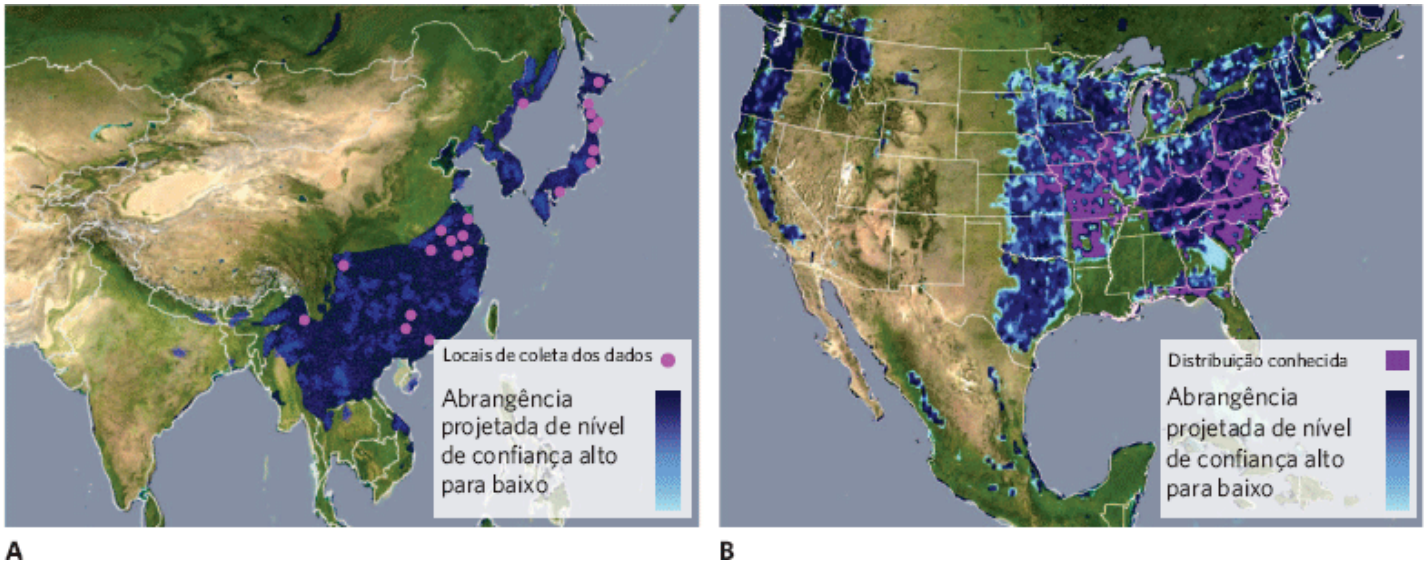


Figura 11.4 Modelagem ecológica de uma espécie invasora. A. Pesquisadores coletaram dados sobre as condições ambientais nas quais a lespedeza-chinesa vive na Ásia e utilizaram esses dados para prever toda a abrangência nativa da planta neste continente. **B.** Em seguida, eles utilizaram os dados para prever a futura abrangência geográfica da lespedeza-chinesa na

América do Norte, onde a planta foi introduzida há 100 anos e continua a se dispersar lentamente. (Dados de Peterson AT *et al.*, Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in *North America, Weed Science* 51 (2003): 863-868.)

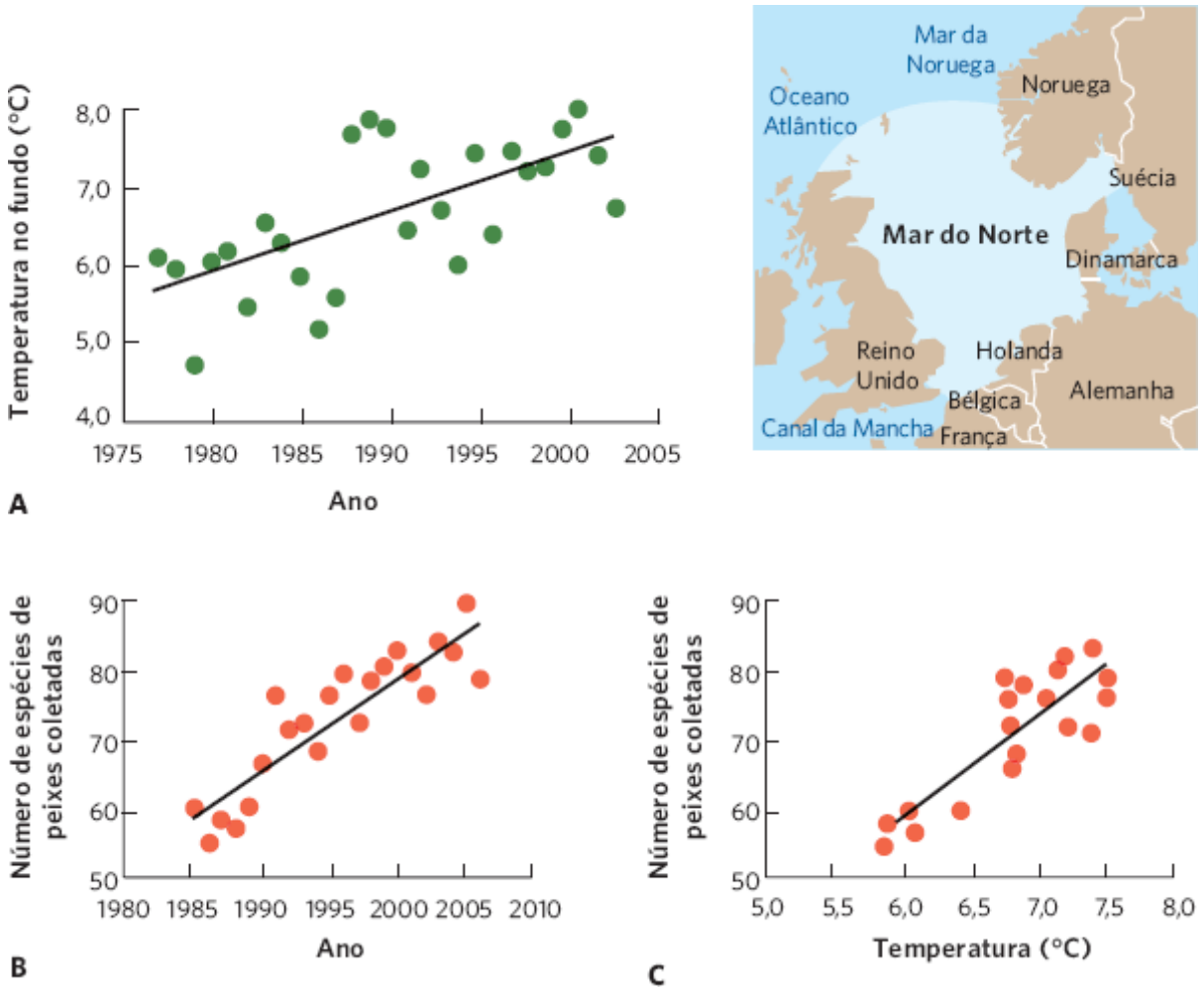


Figura 11.5 Mudanças na distribuição dos peixes no Mar do Norte. **A.** De 1977 até 2003, a temperatura da água no fundo do Mar do Norte aumentou 2°C. **B.** Levantamentos em rede de arrasto de peixes de 1985 até 2006 revelaram que o número total de espécies de peixes coletadas por ano no Mar do Norte aumentou de 60 para aproximadamente 90. **C.** O número total de espécies de peixes coletado por ano estava correlacionado positivamente com a média das temperaturas marinhas durante os 5 anos anteriores. (Dados de J. G. Hiddink e R. ter Hofstede, Climate induced increases in species richness of marine fishes, *Global Change Biology* 14 (2008): 453-460.)

Durante o mesmo período no qual as temperaturas no Mar do Norte estavam sendo monitoradas, o Conselho Internacional de Exploração do Mar (*International Coucil for the Exploration of the Sea*, ICES) compilou dados sobre as distribuições de peixes arrastando grandes redes (denominadas "redes-de-arrasto") pelo fundo do oceano. De 1985 a 2006, cientistas de seis países trabalharam em conjunto para pescar no fundo do oceano em 300 locais distribuídos por todo o Mar do Norte. Com base em 7.000 amostras de arrastos, os pesquisadores relataram, em 2008, que a riqueza das espécies de peixes no Mar do Norte havia aumentado de modo constante ao longo de 22 anos. Como pode ser observado na Figura 11.5B, havia cerca de 60 espécies em meados da década de 1980, mas estas aumentaram para quase 90 duas décadas depois. Essa lista de espécies incluía dúzias de espécies mais do sul, que haviam expandido as suas abrangências para o norte.

O aumento na riqueza das espécies estava correlacionado positivamente com o aumento nas temperaturas das águas profundas no Mar do Norte. Essa correlação (mostrada na Figura 11.5C) sugere que temperaturas mais quentes são mais convidativas para uma maior variedade de espécies, e que o aquecimento do Mar do Norte possibilitou que espécies mais do sul expandissem suas fronteiras ao norte até o Mar do Norte. Portanto, trata-se de um caso de aquecimento global que aumenta a diversidade de espécies em uma região.

O aumento na diversidade das espécies no Mar do Norte não apenas está alterando dramaticamente a comunidade de peixes, como também pode afetar os pesqueiros comercialmente importantes que dependem dessa comunidade. Por exemplo, as três espécies cujas abrangências reduziram-se à medida que o mar do Norte se tornou mais quente – o peixe-lobo (*Anarhichas lupus*), o esqualo (*Squalus acanthias*), e o bacalhau-ling (*Molva molva*) – são todas comercialmente importantes, enquanto mais da metade das espécies do sul com abrangências expandidas apresenta pouco ou nenhum valor comercial. Em consequência, embora essas alterações nas distribuições das espécies com as temperaturas em aquecimento

possam aumentar a diversidade dos peixes, elas realmente podem reduzir o valor dos pesqueiros comerciais no Mar do Norte.

As distribuições populacionais têm cinco características importantes

Quando os ecólogos estudam a distribuição de uma população como a do lagarto-de-colar nas Montanhas Ozark, geralmente precisam conhecer as características da população, incluindo a *abrangência geográfica*, a *abundância, a densidade, a distribuição,* e *a dispersão*. Conforme veremos, cada uma dessas propriedades nos diz algo importante a respeito de como os indivíduos estão distribuídos.

ABRANGÊNCIA GEOGRÁFICA

Vimos um exemplo de abrangência geográfica em nossa discussão sobre a árvore do bordo-de-açúcar (ver Figura 11.1). A abrangência geográfica de uma espécie inclui todas as áreas que seus membros ocupam durante a sua vida. Por exemplo, a distribuição do salmão-vermelho inclui não apenas os rios do oeste da América do Norte e do leste Asiático (que são seus locais de desova), como também vastas áreas do norte do Oceano Pacífico, onde os indivíduos crescem até a maturidade antes de realizar a longa migração de volta até o seu local de nascimento. A abrangência geográfica é uma medida importante, porque nos diz quão grande é uma área que uma população ocupa. Se uma população estiver restrita a uma pequena área, por exemplo, ela pode ser muito suscetível a um desastre natural, tal como um furacão ou um incêndio que pode eliminá-la. Esse é um sério desafio para as espécies **endêmicas**, que vivem em um local único, frequentemente isolado, como os tentilhões-de-Galápagos nas ilhas ao largo da costa da América do Sul. As populações com uma maior abrangência geográfica são menos vulneráveis a esse tipo de evento, tendo em vista que grande parte da população permaneceria não afetada. As espécies com abrangências geográficas muito grandes, que podem incluir diversos continentes, são conhecidas como espécies **cosmopolitas**.

ABUNDÂNCIA

A **abundância** de uma população é o número total de indivíduos que existe em uma área definida. Por exemplo, poderíamos contar o número total de lagartos em uma montanha, o número de peixes-lua em um lago, ou o número de coqueiros em uma ilha. A abundância total de uma população é importante para os ecólogos, tendo em vista que ela proporciona uma medida para verificar se uma população está prosperando ou à beira da extinção.

DENSIDADE

A **densidade** de uma população é o número de indivíduos por unidade de área ou volume. Se soubermos a abundância de uma população em uma determinada área e o tamanho da área, podemos então calcular a densidade – dividindo a abundância pela área. Exemplos de densidade incluem o número de ursos por km^2 no Alasca, o número de "rabo de gato" (*Thypha latifólia*) por m^2 em uma lagoa, ou o número de bactérias por $m\ell$ de água. A densidade é uma medida valiosa porque ela informa aos ecólogos quantos indivíduos estão contidos em uma determinada área. Se um *habitat* consegue suportar uma densidade mais alta do que a atualmente existente, a população pode continuar a crescer na área. Se a densidade populacional for superior àquela que o *habitat* consegue suportar, alguns indivíduos terão que deixar a área, ou a população sofrerá um crescimento e sobrevivência mais baixos.

Embora os indivíduos vivam apenas em *habitats* adequados, nem todos são iguais em qualidade, tendo em vista que o ambiente é inerentemente variável. Algumas manchas de *habitat* apresentam recursos abundantes, que suportam um grande número de indivíduos, enquanto outras apresentam recursos escassos e podem suportar apenas alguns poucos indivíduos. Em uma área geográfica grande, as mais altas concentrações de indivíduos geralmente estão próximas do centro da abrangência geográfica de uma população. À medida que nos movemos mais para perto das fronteiras da abrangência geográfica, as condições bióticas e abióticas se tornam menos ideais. Em consequência, as bordas da abrangência geográfica geralmente contêm menos indivíduos. Considere, por exemplo, a abrangência geográfica do papa-capim-americano (*Spiza americana*), uma pequena ave canora parente do cardeal e encontrada nas pradarias e campos norte-americanos. Conforme ilustrado na Figura 11.6, essa ave tem suas densidades mais altas no centro de sua abrangência geográfica e as mais baixas densidades próximo à periferia.

Endêmica Espécie que vive em um local único, frequentemente isolado.

Cosmopolita Espécie com abrangência geográfica muito grande, que pode se estender a vários continentes.

Abundância O número total de indivíduos em uma população que existe em uma área definida.

Densidade Em uma população, o número de indivíduos por unidade de área ou volume.

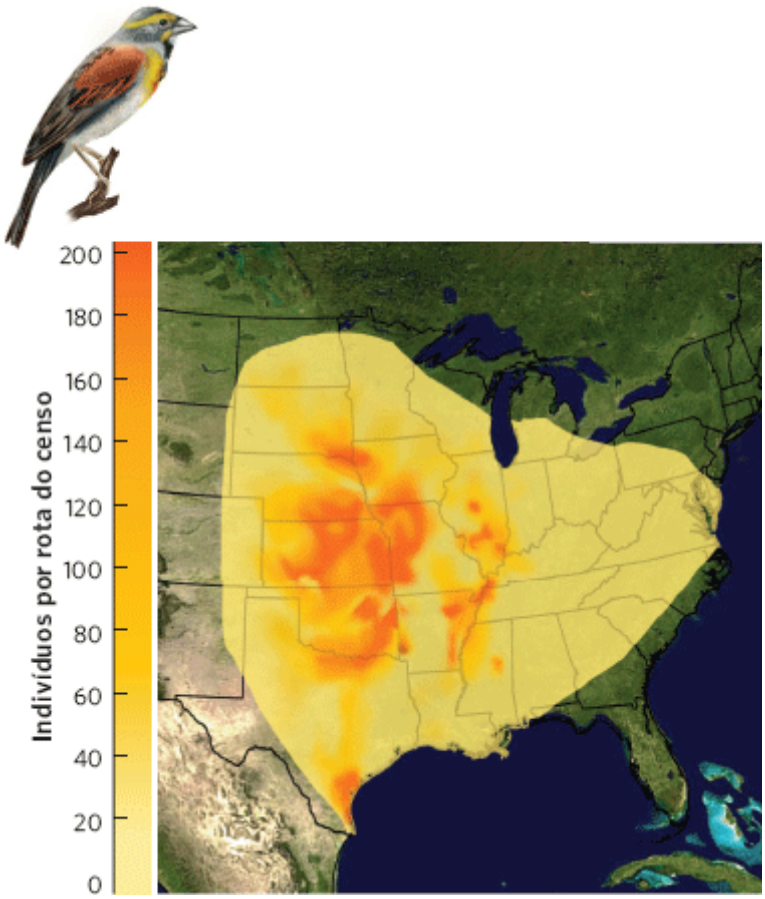


Figura 11.6 Densidades em uma abrangência geográfica. Na ave papa-capim-americano, um parente do cardeal, as mais altas densidades estão próximas do centro de sua abrangência geográfica e as mais baixas próximas da periferia. (Dados de McGill B, Collins C. A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance, *Evolutionary Ecology Research* 5 (2003): 469-492.)

Contudo, tendo em vista que as condições ambientais variam gradualmente, o padrão do *habitat* preferido do papa-capim-americano é altamente irregular.

DISTRIBUIÇÃO

A **distribuição** de uma população descreve o espaçamento dos indivíduos em relação uns aos outros na abrangência geográfica de uma população. Conforme mostrado na Figura 11.7, os padrões de distribuição podem ser *agregados, uniformes* ou *aleatórios*.

Distribuição agregada

Na **distribuição agregada**, os indivíduos estão reunidos em grupos separados. Algumas distribuições agregadas resultam de indivíduos que vivem em grupos sociais, como discutido no Capítulo 10. Por exemplo, algumas aves vivem em bandos e alguns peixes, em cardumes. Outras distribuições agregadas ocorrem porque os indivíduos são atraídos por recursos agrupados. Por exemplo, as salamandras e os tatuzinhos se agregam sob troncos, tendo em vista que os indivíduos de ambas as espécies são atraídos para lugares escuros e úmidos. Outra causa das distribuições agregadas é a progênie que permanece próxima de seus pais. Algumas espécies de árvores, como o álamo-tremedor, formam agrupamentos de troncos porque uma árvore-mãe dá origem à progênie ao enviar novos troncos a partir de suas raízes, uma forma de reprodução vegetativa. Em consequência, comumente observamos agrupamentos de álamos que são compostos por uma árvore-mãe circundada pela sua progênie. Nesse agrupamento, contudo, os troncos tendem a ficar *uniformemente espaçados*.

Distribuição O espaçamento dos indivíduos em relação uns aos outros na abrangência geográfica de uma população.

Distribuição agregada Um padrão de distribuição no qual os indivíduos estão reunidos em grupos separados.

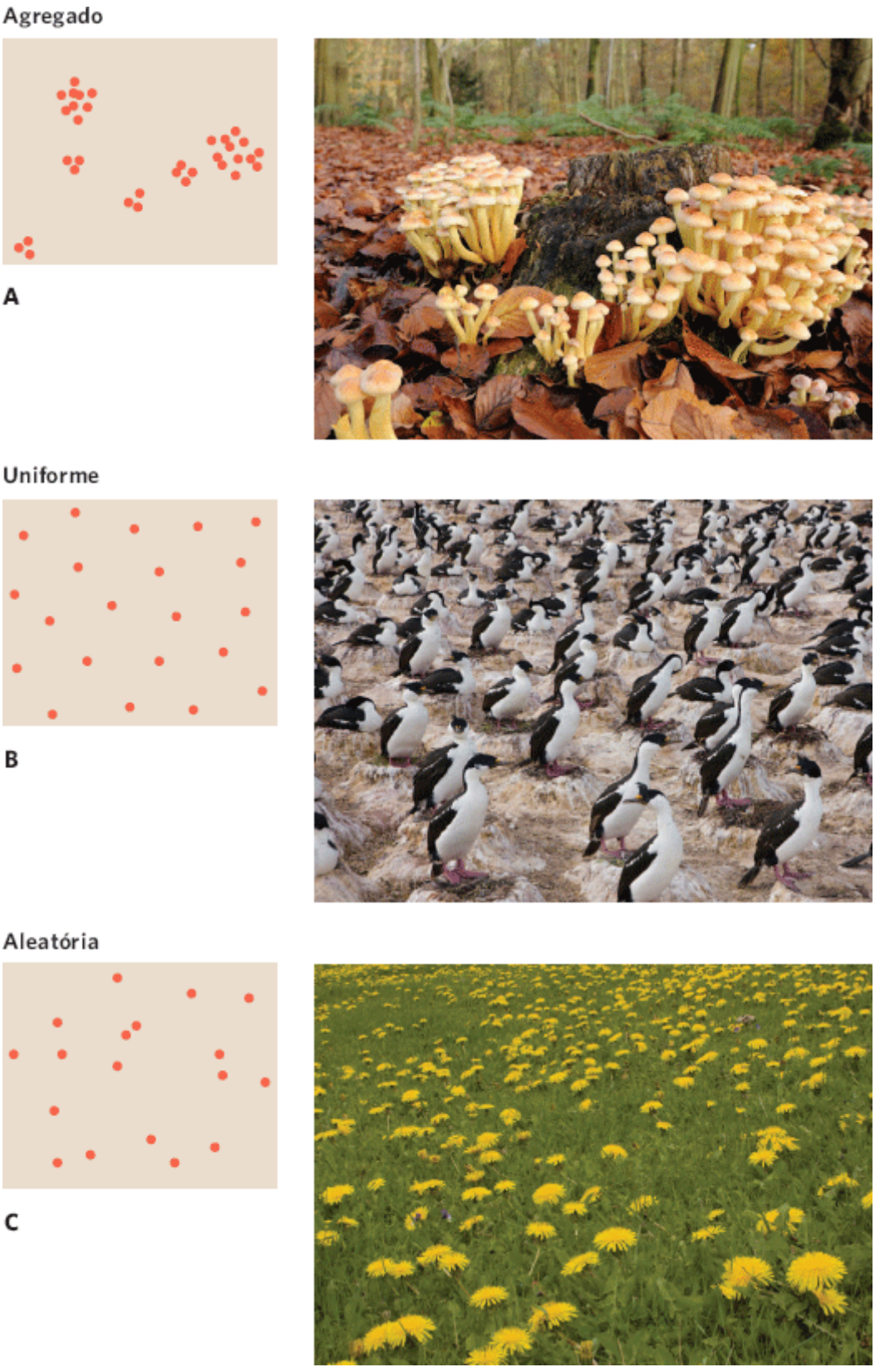


Figura 11.7 Três tipos de padrões de distribuição. **A.** A distribuição agregada é caracterizada por indivíduos que estão agrupados. Por exemplo, o fungo "tufo-de-enxofre" (*Hypholoma fasciculare*) cresce em agrupamentos em qualquer lugar no qual exista um tronco em apodrecimento, como este sítio no Reino Unido. **B.** A distribuição uniformemente espaçada (distribuição uniforme) é caracterizada pela manutenção, por cada indivíduo, de uma distância mínima entre si, como no caso destes cormorões-de-olhos-azuis (*Phalacrocorax atriceps*), aninhados na Patagônia, Argentina. **C.** A distribuição aleatória é caracterizada pelo posicionamento de cada indivíduo independentemente da localização dos outros indivíduos, como nestes dentes-de-leão que crescem em um pasto na Bulgária. (Fotografias de (A) Gary K. Smith/naturepl.com; (B) Juan Carlos Munoz/naturepl.com; (C) FLPA/Bob Gibbons/age fotostock.)

Distribuição uniforme

Na **distribuição uniforme**, cada indivíduo mantém uma distância constante entre si. Em ambientes agrícolas, podemos observar um espaçamento uniforme em plantações de milho ou macieiras, tendo em vista que os fazendeiros desejam que cada planta tenha recursos suficientes para maximizar a produção. Em ambientes naturais, o espaçamento uniforme mais comumente resulta das interações diretas entre os indivíduos. Por exemplo, as plantas posicionadas muito próximas a

vizinhos maiores sofrem com sombreamento e competição das raízes. Além disso, algumas plantas podem emitir substâncias químicas de suas folhas e raízes, que inibem o crescimento de outras plantas ao redor delas. À medida que indivíduos amontoados morrem, os remanescentes tornam-se uniformemente espaçados. Além disso, podemos observar distribuições uniformes em animais que defendem territórios, tais como aves e lagartos. Tendo em vista que o tamanho do território costuma depender da quantidade de recursos disponível, detentores de territórios vizinhos geralmente defendem áreas que são de tamanho similar, fazendo com que os detentores dos territórios fiquem espaçados uniformemente.

Distribuição aleatória

Na **distribuição aleatória**, a posição de cada indivíduo é independente da posição dos outros indivíduos da população. Distribuições aleatórias não são comuns na natureza, principalmente porque as condições abióticas, os recursos e as interações com outras espécies não têm esse tipo de distribuição. No entanto, se desejássemos saber se o padrão de distribuição de uma população é agregado ou uniforme, seria necessário demonstrar estatisticamente que sua distribuição seria significativamente diferente de uma distribuição aleatória.

DISPERSÃO

A **dispersão** é o movimento de indivíduos de uma área para outra. A dispersão é diferente da migração, que é o deslocamento sazonal de indivíduos de ida e volta entre *habitats*, como a das aves que voam para o norte e para o sul com a mudança das estações. Por outro lado, a dispersão envolve o abandono, pelos indivíduos, do seu *habitat* de origem (onde uma semente foi produzida ou onde um esquilo nasceu) e, em geral, sem retorno. Conforme vimos no início deste capítulo, a dispersão é de grande interesse para os ecólogos, tendo em vista que é o mecanismo por meio do qual os indivíduos podem se movimentar entre os *habitats* adequados e, em alguns casos, colonizar aqueles que ainda não estão habitados pela espécie. A dispersão também pode ser um modo de evitar áreas de alta competição ou alto risco de predação. Por exemplo, quando um peixe chega a uma parte de um córrego, grande parte dos insetos aquáticos no córrego dispersa, flutuando rio abaixo à noite, para evitar que sejam comidos.

As propriedades de distribuição das populações podem ser estimadas

Embora possamos definir facilmente as propriedades de distribuição das populações, como, de fato, as quantificamos? Quatro das propriedades – abundância, densidade, abrangência geográfica e distribuição – requerem que determinemos onde os indivíduos estão localizados e quantos estão localizados em determinadas áreas. A quinta propriedade, a dispersão, de alguma maneira, é tanto única, porque ela exige quantificar o movimento dos indivíduos.

QUANTIFICANDO O LOCAL E O NÚMERODOS INDIVÍDUOS

Um modo de determinar o número de indivíduos em uma área é conduzir um **censo**, que significa a contagem de todos os indivíduos em uma população. A cada 10 anos, por exemplo, o governo dos EUA realiza um censo com o objetivo de contar todas as pessoas que vivem no país. Para a maioria das espécies, contudo, não é possível contar todos os indivíduos na população. Como resultado, os cientistas devem conduzir um **levantamento**, no qual contam um subconjunto da população. Com a utilização dessas amostras, estimam a abundância, a densidade e a distribuição da população. Os cientistas desenvolveram diversos modos para realizar essas estimativas, incluindo *levantamento com base na área* e *no volume, transecção linear* e *marcação e recaptura* (Figura 11.8).

Levantamentos com base na área e no volume

Os **levantamentos com base na área e no volume** definem os limites de uma área ou volume e, em seguida, contam todos os indivíduos naquele espaço. O tamanho do espaço definido geralmente está relacionado com a abundância e com a densidade da população. Por exemplo, os pesquisadores que desejam conhecer o número de bactérias no solo poderiam coletar amostras de solo de apenas alguns poucos centímetros cúbicos em volume. Contrariamente, os pesquisadores que desejam conhecer o número de corais individuais em um recife poderiam amostrar áreas de 1 m^2. No caso mais extremo, os pesquisadores que desejam estimar a abundância, a densidade e a distribuição de grandes mamíferos poderiam contar o número de indivíduos em fotos aéreas que abrangessem centenas de metros quadrados. Ao obter diversas amostras, os cientistas podem determinar quantos indivíduos estão presentes em uma área amostral média de terra ou volume de solo ou de água.

Distribuição uniforme Padrão de distribuição de uma população na qual cada indivíduo mantém uma distância uniforme entre si.

Distribuição aleatória Padrão de distribuição de uma população na qual a posição de cada indivíduo é independente da posição dos outros indivíduos.

Dispersão Movimento de indivíduos de uma área para outra.

Censo Contagem de todos os indivíduos em uma população.

Levantamento Contagem de um subconjunto de uma população.

Levantamento com base na área e no volume Levantamentos que definem os limites de uma área ou volume e, em seguida, contam todos os indivíduos naquele espaço.

Figura 11.8 Estimando a abundância, a densidade e a distribuição populacional. **A.** Estudos com base na área contam o número de indivíduos em uma área fixa, como esta pesquisadora trabalhando na Reserva Natural Nacional de Dendles, Inglaterra. **B.** Estudos de transecção linear, incluindo este na Grande Barreira de Corais na Austrália, contam o número de indivíduos observados ao longo de uma reta predefinida. **C.** Estudos de marcação e recaptura coletam uma amostra da população, marcam e, em seguida, soltam. Por exemplo, caranguejos-ferradura (*Limulus polyphemus*) em Delaware são marcados com pequenas etiquetas circulares. Pouco tempo depois, uma segunda amostra é coletada para determinar a proporção de animais marcados na população, o que pode ser usado para estimar o tamanho da população total. (Fotografias de (A) Paul Glendell/Alamy; (B) Suzanne Long/Alamy; (C) Patrick W. Grace/Photo Researchers, Inc.)

Levantamentos por transecção linear

Os **levantamentos por transecção linear** contam o número de indivíduos observados à medida que se movem ao longo de uma linha. Existem muitas variações dessa técnica. Por exemplo, os pesquisadores que examinam pequenas plantas em um campo ou em uma floresta podem amarrar um longo fio entre dois pontos fixos e contar o número de indivíduos encontrados na trajetória da linha. Alternativamente, os pesquisadores podem contar todos os indivíduos observados em uma distância fixa da linha, como o número de árvores em uma savana, localizadas em uma faixa de 100 m sobre a reta. Uma abordagem similar foi utilizada em levantamentos de anfíbios. Nesse caso, os observadores contam o número de rãs que podem ser ouvidas ao longo de uma rota predeterminada. Se soubermos em média quão longe uma pessoa pode ouvir o coaxar de uma rã, é possível estimar o número de rãs que coaxam em uma área que inclui ambos os lados da rota. Os dados do referido transecção linear podem ser convertidos em estimativas da área.

Um dos estudos de transecção linear mais famosos é a contagem anual de aves do Natal. A contagem teve início em 1900, quando 27 voluntários da Sociedade de Audubon se posicionaram em diferentes locais na América do Norte e contaram todas as aves que viram em um dia. Atualmente, dezenas de milhares de voluntários saem durante os seus feriados de inverno e seguem uma rota predeterminada que cobre um círculo de 24 km. Durante todo o dia, os voluntários contam o número de indivíduos de cada espécie de ave que podem ver ou ouvir neste círculo. Esse levantamento a longo

prazo das aves na América do Norte forneceu dados incrivelmente valiosos, que auxiliaram os cientistas a determinar quais espécies de aves estão aumentando, estáveis ou declinando em população.

Levantamentos de marcação e recaptura

Os estudos com base na área e no volume e de transecção linear são muito úteis para os organismos que não se movem (p. ex., plantas e corais) ou animais que não são facilmente perturbados (p. ex., caracóis) e, portanto, menos prováveis de fugir da área durante a amostragem. No entanto, alguns animais são muito sensíveis à presença de pesquisadores e fugirão da área, enquanto outras espécies estão bem camufladas e difíceis de serem notadas. Ambas as situações podem causar uma subestimativa do número de indivíduos em uma população; assim, para esses casos, é necessário um tipo diferente de técnica de amostragem. Um método efetivo é o uso dos **levantamentos de marcação e recaptura**. Como o nome indica, esses levantamentos coletam um número de indivíduos de uma população e os marcam. Em seguida, são devolvidos à população. Assim que tenha decorrido tempo suficiente para que os indivíduos marcados se misturem com toda a população, é realizada a coleta de uma segunda amostra. É possível estimar o tamanho da população com base no número de indivíduos originalmente marcados, no número total de indivíduos coletados na segunda vez e no número de indivíduos marcados encontrados na segunda amostra. Os estudos de marcação e recaptura são comumente conduzidos com aves, peixes, mamíferos e invertebrados altamente móveis. Os cálculos reais para a obtenção dessa estimativa foram discutidos anteriormente, em "Analise de dados em ecologia: levantamentos por marcação e recaptura".

Levantamento por transecção linear Levantamentos que contam o número de indivíduos observados à medida que se movem ao longo de uma linha.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Levantamentos de marcação e recaptura

Para estimar o número de indivíduos em uma população com a utilização de levantamentos de marcação e recaptura, é necessário saber quantos indivíduos foram inicialmente amostrados e marcados. Por exemplo, imaginemos que pesquisadores tenham coletado 20 lagostins em um trecho de córrego de 300 m^2 e os marcados com um ponto de esmalte vermelho. Após a secagem do esmalte, os animais foram devolvidos ao córrego. Após esperar durante 1 dia para que os lagostins se distribuíssem pelo córrego, os pesquisadores coletaram outra amostra. Nessa segunda amostra, capturaram 30 lagostins, 12 dos quais marcados. Com base nesses dados, quantos lagostins havia nos 300 m^2 de córrego? Para descobrir, podemos utilizar uma equação que considera quantos indivíduos estão marcados e – após a liberação dos indivíduos marcados e liberados – a razão entre o total de indivíduos e os indivíduos marcados em toda a população.

Vejamos como estimamos o tamanho da população. Primeiramente, observe que capturamos e marcamos um número de indivíduos (M) de uma população inteira, cujo tamanho é definido como N. Portanto, a fração dos indivíduos marcados em toda a população é: M/N.

Quando retornamos e capturamos os indivíduos na segunda vez, registramos o número de indivíduos na segunda captura (C) e o número de indivíduos marcados que são recapturados (R). A fração dos indivíduos marcados na população recapturada é R/C.

A fração R/C e a nossa primeira fração, M/N, realmente representam a mesma fração, que é a proporção de indivíduos marcados em uma amostra. Tendo em vista que essas duas frações devem representar o mesmo valor, podemos igualar as duas proporções e resolver para a variável desconhecida (N), que é o tamanho total da população.

$$M/N = R/C$$

$$N = M \times C \div R$$

Aplicando essa equação aos nossos dados sobre o lagostim, o número estimado de lagostins no riacho é

$$N = 20 \times 30 \div 12$$

$$N = 50$$

EXERCÍCIO Qual é o tamanho estimado da população de lagostins se a segunda amostra coletasse 48 lagostins e o número recapturado (marcado) na amostra fosse 24?

Com base na sua estimativa da abundância de lagostins e nos dados fornecidos sobre a área do córrego, qual é a sua estimativa da densidade de lagostins?

QUANTIFICANDO A DISPERSÃO DE INDIVÍDUOS

Quantificar a dispersão de indivíduos de uma população requer identificar a fonte original de indivíduos. Conforme veremos, isso pode ser feito assegurando que existe somente uma fonte possível de indivíduos e, então, determinando quão

longe os indivíduos se dispersam a partir desse local. Em outros casos, os indivíduos são marcados e, em seguida, observados ou recapturados em uma oportunidade posterior para determinar quão longe eles se afastaram do local onde foram marcados (Figura 11.9). Em estudos com animais, possíveis marcas incluem etiquetas nas orelhas, radiotransmissores ou anilhas nas pernas. Em estudos com plantas, os pesquisadores podem marcar o pólen com pós fluorescentes e, em seguida, examinar as flores adjacentes para determinar quão longe os grãos de pólen foram levados, seja pelo vento ou por polinizadores.

Uma medida comum da dispersão é a **distância de dispersão de vida**, que é a distância média que um indivíduo se move desde onde nasceu até onde se reproduz. Ao saber a distância de dispersão de vida, podemos estimar quão rapidamente uma população pode aumentar a sua abrangência geográfica. Por exemplo, quando os pesquisadores marcaram oito espécies de aves canoras com anilhas nas pernas, descobriram que as distâncias de dispersão de vida caíam em média entre 344 e 1.681 m. Uma distância de dispersão de vida de aproximadamente 1 km por geração, portanto, não é incomum para populações de aves canoras. Nessa taxa, os descendentes de um indivíduo médio poderiam cruzar um continente inteiro em aproximadamente mil gerações.

Levantamento de marcação e recaptura Método de estimativa da população, no qual os pesquisadores capturam e marcam um subconjunto de uma população de uma área, depois o devolvem à área e então capturam uma segunda amostra da população após decorrido algum tempo.

Distância de dispersão de vida Distância média que um indivíduo se move desde onde nasceu até onde se reproduz.

Figura 11.9 Medindo a dispersão. Este condor da Califórnia (*Gymnogyps californianus*), capturado no Grand Canyon National Park, Arizona, foi marcado com a utilização de uma fita na asa, que tem um número único para identificar onde nasceu e quão longe ele se dispersou. (Fotografia de Thomas & Pat Leeson/Photo Researchers, Inc.)

Esses cálculos sugerem que, em relação a uma espécie média de aves canoras, seriam necessárias mais de 1.000 gerações se dispersando para cruzar um continente inteiro. No entanto, isso de fato pode ocorrer muito mais rápido, tendo em vista que alguns poucos indivíduos em uma população podem se dispersar muito mais longe que um indivíduo médio da população. Um excelente exemplo disso ocorreu após a introdução do estorninho europeu nos EUA. Em 1890 e 1891, 160 estorninhos europeus foram libertados nos arredores da cidade de Nova York. Em 60 anos, a população havia avançado por mais de 4.000 km, de Nova York até a Califórnia, a uma taxa média de aproximadamente 67 km por ano. Na Figura 11.10, é possível observar essa rápida propagação de estorninhos. A expansão ocorreu rapidamente porque uns poucos indivíduos se dispersaram a distâncias muito mais longas que a média, e estabeleceram novas populações além do limite da abrangência da espécie. Embora os poucos indivíduos que conseguem se movimentar por distâncias tão longas sejam raros, eles podem ter grandes impactos nas distribuições populacionais. Atualmente, o estorninho vive por quase todo o território dos EUA.

A abundância e a densidade populacionais estão relacionadas com a abrangência geográfica e o tamanho corporal adulto

Em virtude das diversas propriedades das distribuições populacionais, todas as quais podendo abranger uma ampla diversidade de valores, os ecólogos frequentemente buscam relações que possam explicar as causas subjacentes da variação desses valores. Os padrões comuns incluem a relação entre a abundância populacional e a abrangência geográfica, e a relação entre a densidade populacional e o tamanho corporal adulto.

ABUNDÂNCIA POPULACIONAL E ABRANGÊNCIAGEOGRÁFICA

Os ecólogos observaram, consistentemente, que as populações com alta abundância também apresentam uma grande abrangência geográfica. Esse padrão foi observado em plantas, mamíferos, aves e protistas. Considere os dados sobre as aves da América do Norte na Figura 11.11. É possível observar uma relação positiva; as espécies com as mais altas abundâncias são também as com as maiores abrangências. Esse mesmo padrão foi observado nos lagartos-de-colar; à medida que a sua abundância declinava, menos clareiras eram ocupadas, e a abrangência geográfica da população diminuiu. No entanto, nos dados sobre as aves, existe uma grande variação em torno da reta de regressão. Se fôssemos quantificar o coeficiente de determinação, acharíamos que a abundância das populações somente explicou 13% da variação nas abrangências geográficas das populações. Para revisar o conceito de coeficiente de determinação, veja "Análise de dados em ecologia: coeficientes de determinação" no Capítulo 8.

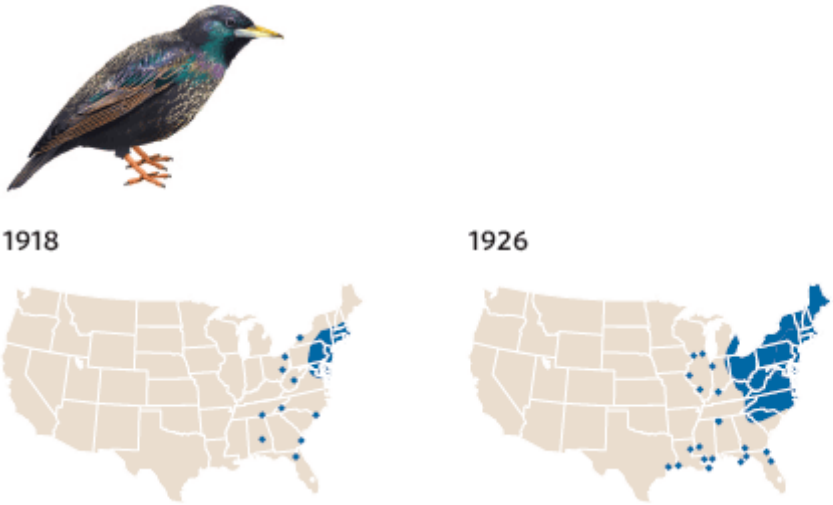


Figura 11.10 A rápida dispersão dos estorninhos europeus através dos EUA. Após ser introduzida próximo a cidade de Nova York, em 1890 e 1891, a ave se propagou rapidamente pelos EUA ao longo de um período de 60 anos. A área sombreada em azul representa a abrangência das populações reprodutoras. Os pontos azuis indicam detecções de estorninhos que apresentaram uma dispersão anormalmente grande, facilitando assim a rápida propagação da espécie. Atualmente, a população de estorninhos abrange mais de 7 milhões de km^2 da América do Norte de costa a costa. (Dados de Kessel B. Distribution and migration of the European starling in North America, *Condor* 1953;55: 49-67; e the U.S. Geological Survey (2003), http://www.mbrpwrc.usgs.gov/bbs/htm03/ra2003_red/ra04930.htm)

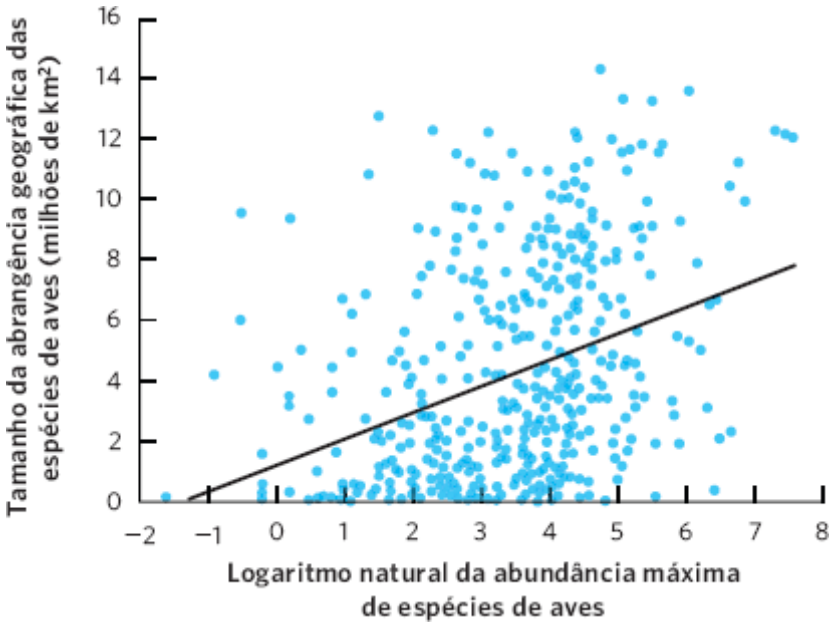


Figura 11.11 Abundância e variação do tamanho das aves. Os dados de 457 espécies de aves norte-americanas mostram que as espécies de aves com mais altas abundâncias geralmente são as mais amplamente distribuídas. No entanto, essa relação

contém muita variação em torno da reta de melhor ajustamento, em parte devido às variações anuais na abundância e nas abrangências geográficas. (Dados de McGill B, Collis C, A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance, *Evolutionary Ecology Research* 5 (2003): 469-492.)

As causas da relação de abrangência-abundância ainda são amplamente debatidas. Existe um consenso geral de que a disponibilidade de recursos desempenha um papel importante. Por exemplo, se uma espécie depende de recursos que se encontram disponíveis apenas em uma pequena área geográfica, a espécie ocupará somente uma pequena abrangência geográfica. Se os recursos forem abundantes ao longo de uma grande área geográfica, podemos esperar que aquela espécie ocupe uma grande abrangência geográfica e assim será abundante. Em resumo, a distribuição dos recursos deve causar uma relação positiva entre a abundância e a abrangência geográfica.

Embora observemos esta relação positiva, resta-nos ponderar sobre toda a variação sem causa aparente na relação demonstrada na Figura 11.11. Em alguns casos, é possível observar flutuações em uma abrangência geográfica. Por exemplo, os indivíduos podem se dispersar para *habitats* mais fronteiriços durante os anos que favorecem significativamente uma alta reprodução e sobrevivência. Em seguida, a abrangência diminuiria durante os anos em que houvesse baixa reprodução e sobrevivência. Essas flutuações ano a ano podem causar uma grande variação nos dados sobre a abundância e a abrangência geográfica de uma população. Isso pode ser responsável por parte da variabilidade que observamos.

A relação entre a abundância e a distribuição populacional sugere que a redução da abrangência geográfica de uma população (p. ex., por meio da conversão do *habitat* para fins agrícolas ou ocupação) também reduzirá o tamanho desta. De modo similar, os fatores que reduzem o tamanho geral da população reduzirão simultaneamente a abrangência geográfica da população, tendo em vista que *habitats* de borda deixarão de receber muitos indivíduos em dispersão.

DENSIDADE POPULACIONAL E TAMANHOCORPORAL ADULTO

Outro padrão comum entre as espécies é a relação entre a densidade populacional e o tamanho corporal. Em geral, a densidade de uma população está negativamente correlacionada com o tamanho corporal da espécie. A Figura 11.12 mostra que, em animais herbívoros, as espécies menores (p. ex., camundongos) têm densidades mais altas, e as espécies maiores (p. e x., elefantes) têm densidades mais baixas. Parte dessa relação é uma questão de tamanho corporal em relação ao espaço. Um metro quadrado de solo abriga centenas de milhares de pequenos artrópodes, enquanto um único elefante simplesmente não caberia nesse espaço. Mesmo se ele pudesse ser espremido nele, 1 m^2 de solo não produziria alimento suficiente para manter o elefante. Um indivíduo grande necessita de mais alimento e de outros recursos em comparação com um pequeno. Em consequência, esperamos que uma dada fração de *habitat* sustente menos indivíduos grandes que indivíduos pequenos.

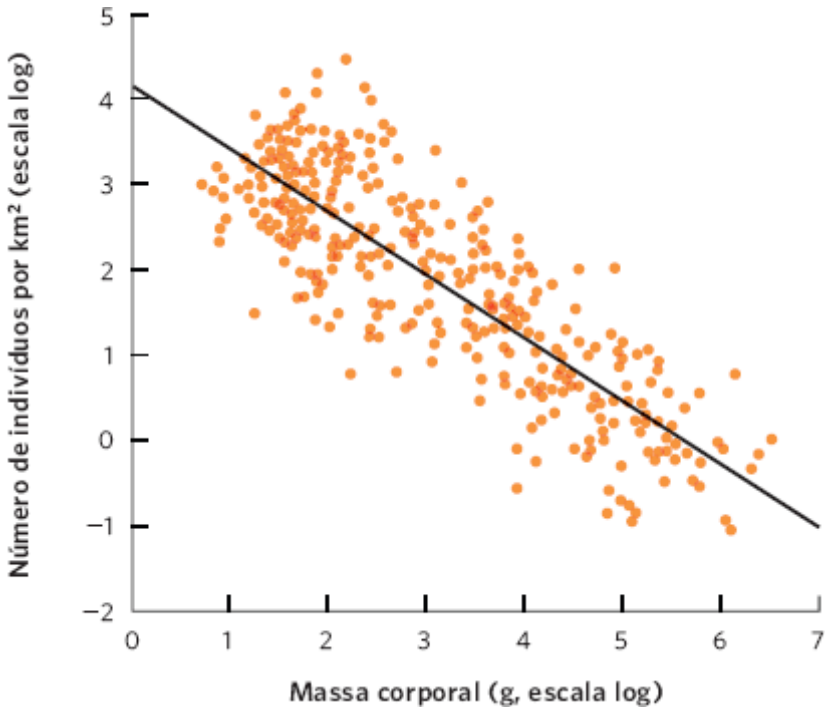


Figura 11.12 Massa corporal e densidade populacional. Entre 200 espécies de mamíferos herbívoros, a densidade populacional declina em função da massa corporal adulta. (Dados de Damuth J. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: The independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society* 1987;31: 193-246.)

A dispersão é essencial para a colonização de novas áreas

Conforme mencionamos anteriormente neste capítulo, a dispersão desempenha um papel crucial ao possibilitar que os indivíduos se movam entre manchas de *habitat* e colonizem *habitats* adequados ainda não habitados. Nesta seção, discutiremos como os *habitats* adequados podem permanecer desocupados em virtude da *limitação de dispersão*; também examinaremos como os *corredores de habitat* podem desempenhar um papel importante na facilitação da dispersão.

LIMITAÇÃO DE DISPERSÃO

Em alguns casos, conforme vimos com a lespedeza-chinesa, não decorreu tempo suficiente desde a introdução de uma espécie para que os indivíduos se dispersassem para todos os *habitats* adequados. Em outros casos, tal como no dos lagartos-de-colar, existem barreiras substanciais que impedem a dispersão. Uma barreira comum à dispersão é a presença de grandes extensões de *habitat* inóspito que um organismo não consegue cruzar, como um oceano que uma semente de planta não consegue cruzar, ou um grande deserto que um anfíbio não consegue cruzar. Lembre-se de que o bordo-de-açúcar apresenta um intervalo preferencial de temperatura e precipitação, que favorece a sua presença nas florestas temperadas ao norte da América do Norte. Embora não existam outras áreas adequadas para o crescimento dessa planta na região, na verdade, existe uma abundância de *habitats* adequados na Europa e na Ásia. De fato, diversas outras espécies do gênero do bordo (*Acer*) vivem em *habitats* que podem ser adequados para o bordo-de-açúcar. A planta não existe na Europa e na Ásia, porque as suas sementes não são capazes de se dispersar desde a América do Norte, através dos oceanos, até essas regiões. Por vezes, o *habitat* inóspito não é particularmente vasto, mas ainda assim atua como uma barreira efetiva, como foi o caso das florestas incendiadas em volta das clareiras que impediram a dispersão do lagarto-de-colar. A ausência de uma população em um *habitat* adequado em virtude de barreiras à dispersão é denominada **limitação de dispersão**.

Ocasionalmente, os indivíduos cruzam barreiras formidáveis e se dispersam por longas distâncias sem a assistência dos humanos. Sabemos disso porque muitas espécies de plantas e animais colonizaram ilhas remotas, como as ilhas do Havaí, antes da chegada dos humanos. No entanto, os humanos têm afetado a dispersão de muitas espécies. Por exemplo, atividades humanas como a construção de rodovias e a derrubada de florestas criaram barreiras à dispersão para algumas espécies. Os humanos também auxiliaram na dispersão de plantas e animais durante milhares de anos. Por exemplo, populações aborígenes trouxeram cães para a Austrália e polinésios distribuíram porcos e ratos por todas as pequenas ilhas do Pacífico. Em eras mais recentes, manejadores florestais transplantaram árvores de eucalipto de crescimento rápido da Austrália e pinheiros da Califórnia em todo o mundo para produção de madeira e uso como combustível. Outras espécies foram transferidas intencionalmente para proporcionar sua dispersão através de barreiras criadas pelos humanos, como as estradas. Outras espécies ainda foram acidentalmente transferidas por grandes distâncias ao serem transportadas juntamente com a água de lastro de navios cargueiros, ou ao se aderirem ao casco de navios. Na maioria dos casos, os indivíduos são introduzidos em uma nova área, mas não estabelecem uma população viável. No entanto, em alguns casos, os indivíduos introduzidos são capazes de desenvolver uma população que pode crescer e expandir sua abrangência geográfica ao longo do tempo. Teremos muito mais a dizer sobre os organismos invasores posteriormente neste livro, mas seu sucesso em muitos locais fora das suas abrangências nativas enfatiza o papel das barreiras à dispersão na limitação das distribuições das espécies.

CORREDORES DE HABITATS

Em algumas paisagens, a dispersão é facilitada por faixas estreitas de *habitat* favorável, conhecidas como **corredores de *habitats***, que estão localizadas entre grandes manchas de *habitat*. Por exemplo, duas florestas podem estar separadas por um campo aberto, com um riacho que apresenta uma estreita faixa de árvores ao longo de suas margens. Esta estreita faixa de árvores ao longo do riacho pode atuar como um corredor de *habitat* adequado entre as florestas e possibilitar que os indivíduos se dispersem facilmente entre elas.

Nos últimos anos, ecólogos conduziram grandes experimentos de manipulação para testar a importância dos corredores de *habitat*. Por exemplo, nas florestas de pinheiros da Carolina do Sul, tempestades e incêndios frequentemente criam clareiras, que são um *habitat* adequado para muitas espécies de plantas e animais de sub-bosque. Para testar a importância dos corredores de *habitat* na facilitação da dispersão entre essas clareiras, os pesquisadores limparam grandes manchas de floresta (1.375 ha). Com a utilização de um grupo de cinco clareiras, a clareira central atuou como a fonte de dispersores no experimento. Das quatro manchas remanescentes, uma foi conectada à área central por meio de uma faixa aberta que poderia atuar como um corredor. As outras três manchas externas eram constituídas de uma com formato retangular e duas em formato de "asas", significando que elas eram manchas com corredores que não se conectavam às outras manchas (Figura 11.13). Os pesquisadores replicaram este desenho experimental oito vezes.

Limitação de dispersão A ausência de uma população em um habitat adequado em virtude de barreiras à dispersão.

Corredor de habitat Uma faixa de habitat favorável, localizada entre duas grandes manchas de habitat, que facilita a dispersão.

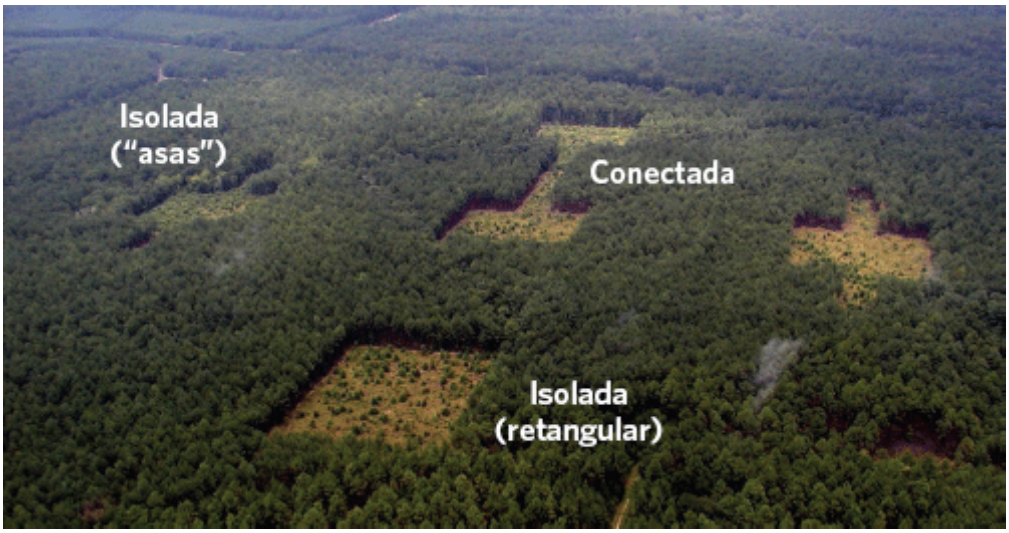


Figura 11.13 Manipulando corredores de *habitat*. Os pesquisadores abriram clareiras nas florestas de pinheiros na Carolina do Sul. Com a utilização de grupos de cinco clareiras, a clareira central atuou como uma fonte de dispersores. As clareiras externas incluíam uma que estava conectada à clareira central por meio de um corredor aberto entre elas, enquanto as outras três não estavam conectadas. Uma clareira isolada era um retângulo simples. As outras duas tinham corredores abertos, chamados de "asas", mas que não estavam conectadas a nenhuma outra clareira. (Fotografia de Ellen Damschen e the Forest Service.)

Os pesquisadores usaram diversos métodos para medir a dispersão. Eles seguiram os movimentos da borboleta-castanheira-comum (*Junonia coenia*) por meio da marcação dos indivíduos na clareira central, e as recapturaram nas quatro clareiras externas. Para rastrear o movimento de pólen, os investigadores plantaram oito plantas-machos de azevinho (*Ilex verticillata*) em cada clareira central e, em seguida, plantaram três plantas-fêmeas maduras em cada uma das quatro clareiras externas. As flores fertilizadas produzindo frutos nas clareiras externas indicariam que o pólen havia se movimentado a partir da clareira central. Para rastrear os movimentos de sementes e frutos, eles plantaram indivíduos de um *local holly* (*Ilex vomitoria*) e de uma árvore-de-cera (*Myrica cerifera*) na clareira central. Em alguns casos, os frutos na clareira central foram cobertos com um pó fluorescente colorido. Em seguida, os pesquisadores coletaram amostras de excrementos de aves em armadilhas posicionadas sob poleiros artificiais em cada clareira externa. A matéria fecal que fluoresceu sob luz ultravioleta indicou que as aves haviam consumido frutos na clareira central e os dispersados nas clareiras externas.

Os resultados desses experimentos estão mostrados na Figura 11.14. A clareira externa conectada por um corredor de *habitat* apresentou muito mais dispersão originada da clareira central. Os pesquisadores observaram mais dispersão pelas borboletas, mais tráfego por insetos polinizadores (que causaram a produção de mais frutos) e maior transferência de frutos e sementes, encontrados nas fezes das aves. De fato, a movimentação de frutos e sementes pelos corredores foi tão frequente, que o número de espécies de ervas e arbustos aumentou mais rapidamente nas clareiras conectadas. Experimentos como estes confirmam a importância dos corredores de *habitat*. De fato, os esforços conservacionistas estão considerando cada vez mais a preservação dos *habitats* em corredores. Ao longo do Rio Grande no Texas, por exemplo, biólogos estaduais e federais, em colaboração com organizações conservacionistas, impulsionaram a proteção dos *habitats* à margem do rio que possibilitariam a movimentação facilitada das espécies entre grandes manchas de terra protegida. Conforme pode ser observado na Figura 11.15, nos EUA, essa terra inclui o Parque Nacional do Big Bend, o Parque Estadual da Fazenda do Big Bend e a Área de Manejo Selvagem de Black Gap. Ao longo do rio no México, as terras protegidas incluem a Área de Proteção da Fauna e da Flora do Cañon de Santa Elena, a Área de Proteção da Fauna e da Flora de Ocampo e a Área de Proteção da Fauna e da Flora de Maderas del Carmen.

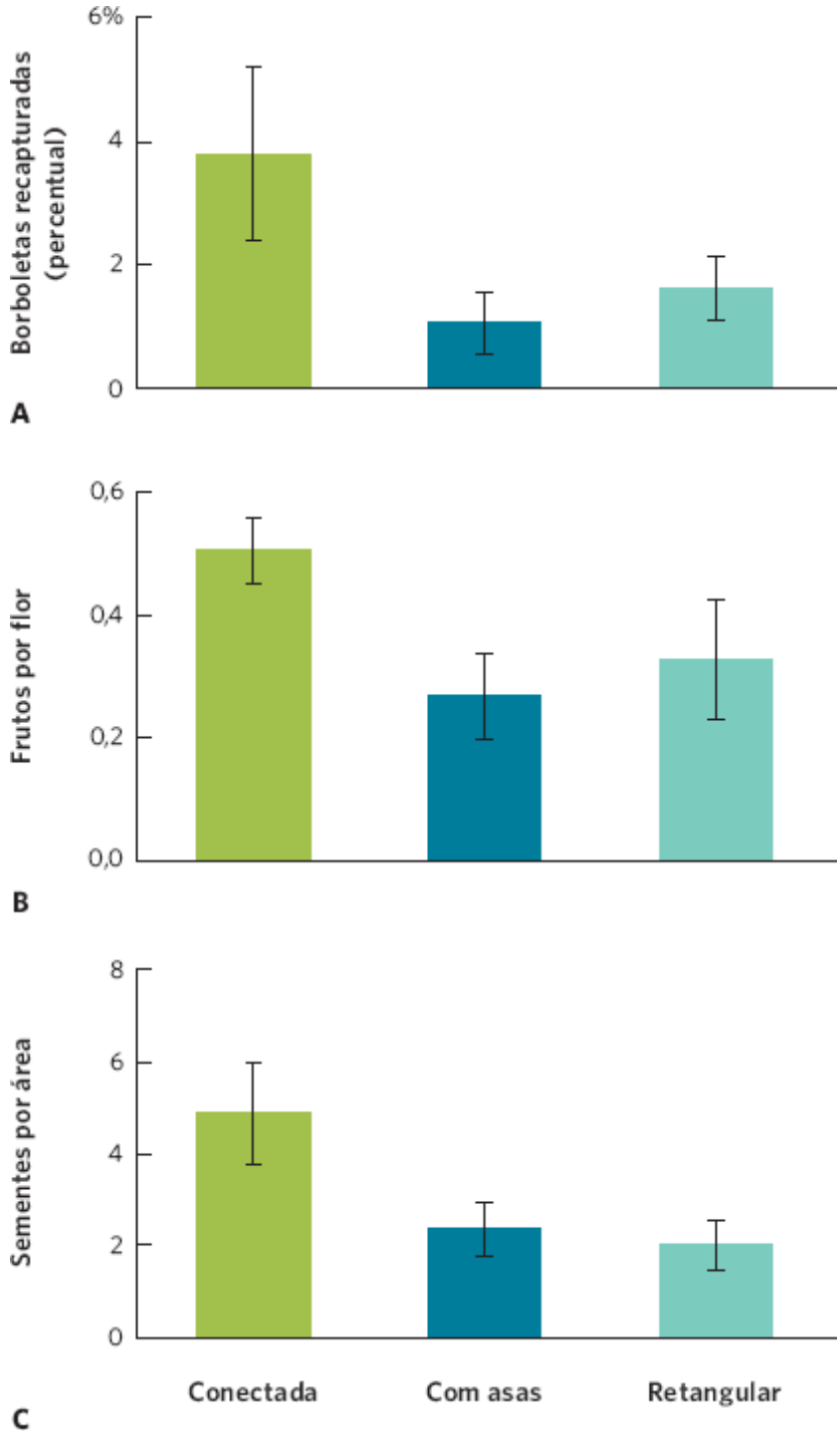


Figura 11.14 Efeitos de corredores manipulados sobre a dispersão. Em comparação com as manchas isoladas que tinham formato de asas ou retangular, as manchas conectadas por um corredor apresentaram (**A**) número maior de borboletas recapturadas, (**B**) maior polinização das plantas, que levou a mais frutos por flor, e (**C**) maior dispersão de sementes pelas aves. As barras de erro são erros padrões. (Dados de Tewksbury JJ et al. Corridors affected plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99 (2002): 12923-12926.)

Figura 11.15 Conservação de corredores de habitat. Na fronteira do Texas e do México, os governos estaduais e nacionais têm protegido um corredor maciço de mais de 1,3 milhão de hectares de terreno ao longo do Rio Grande.

Muitas populações vivem em manchas de habitat distintas

Em nossa discussão sobre o lagarto-de-colar, vimos que os indivíduos na região vivem em muitos pequenos grupos, com cada grupo restrito a uma clareira em particular. Os lagartos também se movem entre os *habitats*, mas esse movimento depende da qualidade do *habitat* com a floresta que conecta as clareiras. Quando os ecólogos desejam compreender a movimentação de indivíduos entre as manchas de *habitat* e como isso afeta a abundância de animais em cada mancha, eles precisam considerar a qualidade do *habitat*. Além disso, é necessário considerar a dificuldade em alcançar o *habitat*, que é determinada pela distância até o *habitat* e a dificuldade em cruzar a área entre as manchas. Nesta seção, exploraremos como a qualidade do *habitat* afeta a distribuição dos indivíduos entre os *habitats* e como os ecólogos conceitualizaram a distribuição e a movimentação dos indivíduos entre manchas adequadas de *habitat*.

DISTRIBUIÇÃO LIVRE IDEAL ENTRE OS HABITATS

Quando os *habitats* diferem em qualidade e os indivíduos conseguem se movimentar facilmente entre eles, a seleção natural deve favorecer aqueles indivíduos que conseguem escolher o *habitat* que lhes provê mais energia; isso melhoraria sua aptidão. Se todos os indivíduos forem capazes de diferenciar entre *habitats* de alta e baixa qualidade, e avaliar o benefício de viver em cada um, então eles deveriam inicialmente se mover para os *habitats* de alta qualidade, que são representados pela linha verde na Figura 11.16. No entanto, na medida em que mais e mais indivíduos escolhem o *habitat* de alta qualidade, os recursos disponíveis devem ser divididos entre muitos indivíduos. Isso reduz a quantidade disponível de recursos para cada um, também conhecida como *benefício per capita*. Em algum ponto, o benefício *per capita* no *habitat* de alta qualidade cai tanto, que um indivíduo ficaria melhor se saísse dali e se dirigisse para o *habitat* de baixa qualidade, que é indicado pela linha laranja na Figura 11.16. Aumentos continuados no tamanho da população continuariam a adicionar indivíduos aos *habitats* de alta e baixa qualidade, de modo que os referidos indivíduos em ambos os *habitats*

experimentariam o mesmo benefício *per capita*. Quando todos os indivíduos têm conhecimento perfeito sobre a variação do *habitat* e se distribuem de modo que lhes seja possibilitado experimentar o mesmo benefício *per capita*, chamamos de **distribuição livre ideal**.

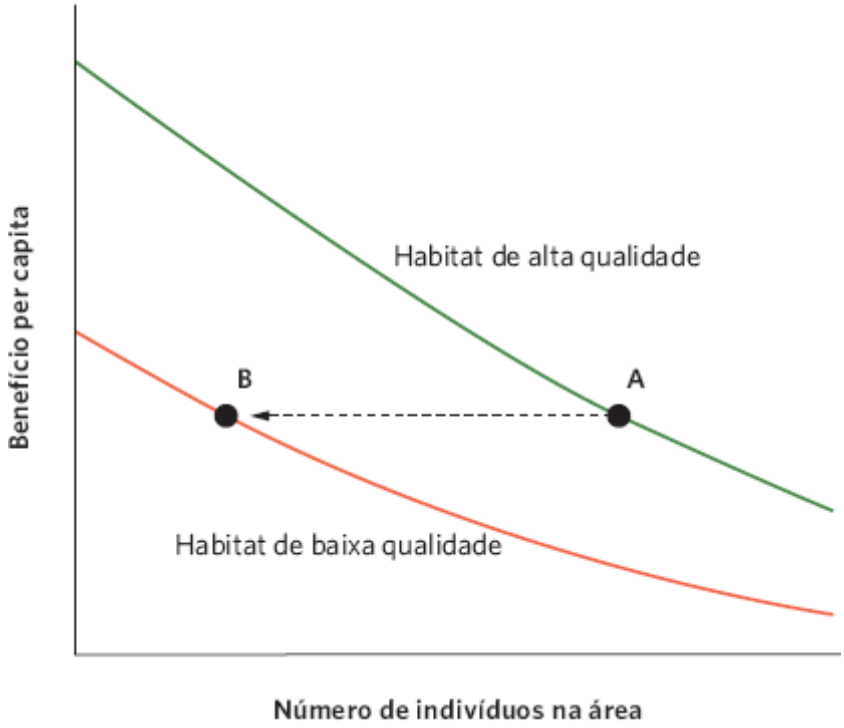


Figura 11.16 Distribuição livre ideal. Em virtude da existência de *habitats* de alta e baixa qualidade, o primeiro indivíduo a chegar deve selecionar o *habitat* de alta qualidade. Contudo, à medida que mais indivíduos escolhem o *habitat* de alta qualidade, o benefício *per capita* do *habitat* declina. Em algum ponto (ponto A), é igualmente benéfico para um indivíduo se dirigir para o *habitat* de baixa qualidade (ponto B), porque o benefício *per capita* se iguala ao experimentado no *habitat* de alta qualidade. Embora o *habitat* de baixa qualidade venha a ficar com menos indivíduos do que o de alta qualidade, todos os indivíduos experimentarão os mesmos benefícios *per capita*.

Um exemplo de indivíduos que apresentam uma distribuição livre ideal pode ser observado em um experimento no qual peixes esgana-gata (*Gasterosteus aculeatus*) foram apresentados a *habitats* de alta e baixa qualidade. Com a utilização de pulgas d'água (*Daphnia magna*), que são prontamente consumidas pelo esgana-gata, os pesquisadores adicionaram diferentes números de pulgas d'água às extremidades opostas de um aquário, tal que cada extremidade do aquário representasse um *habitat* de qualidade diferente. Quando os primeiros peixes foram colocados inicialmente no aquário sem a presença de pulgas d'água, os peixes ficaram igualmente distribuídos entre as duas metades do aquário. Em um experimento, os pesquisadores adicionaram 30 pulgas d'água por minuto a uma extremidade de um aquário e seis por minuto à outra, uma razão de 5:1. Os resultados desse experimento são apresentados na Figura 11.17. Após 5 min, os peixes haviam se distribuído entre as duas metades em uma razão de aproximadamente 4:1, que é próxima à razão de 5:1 prevista pela distribuição livre ideal. Quando a razão de provisões foi alterada (*i. e.*, as áreas de alta e baixa qualidade foram trocadas entre as extremidades do aquário), os peixes rapidamente ajustaram a sua razão de distribuição. Não foi determinado o modo como eles alcançavam essa distribuição livre ideal, mas eles podem ter utilizado a taxa na qual encontravam alimento, ou talvez o número de outros peixes próximos, como dicas da qualidade da área.

A distribuição livre ideal nos diz como os indivíduos devem se distribuir entre os *habitats* de diferente qualidade, mas os indivíduos na natureza raramente alcançam as expectativas ideais. Em alguns casos, os indivíduos podem não saber que existem outros *habitats*. Além disso, a aptidão de um indivíduo não é determinada apenas pela maximização de seus recursos. Outros fatores que influenciam a utilização de um *habitat* em particular por um indivíduo incluem a presença de predadores ou de um detentor territorial que impeça a movimentação até um *habitat* de alta qualidade.

Quando o sucesso reprodutivo foi medido no campo, os ecólogos comumente observam que os indivíduos que vivem em *habitats* de alta qualidade apresentam um sucesso reprodutivo mais alto. Com frequência, os indivíduos dominantes monopolizaram os melhores recursos e tendem a produzir filhotes excedentes, enquanto os indivíduos nos *habitats* mais pobres não produzem filhotes suficientes para substituir a si próprios. Em consequência, as populações que vivem nos *habitats* de alta qualidade atuam como uma fonte de procriação de novos indivíduos que se dispersam para os *habitats* de baixa qualidade, o que sustenta a sobrevivência das populações nesses *habitats*.

Distribuição livre ideal Quando os indivíduos se distribuem entre diferentes habitats, de modo que lhes seja possibilitado experimentar o mesmo benefício per capita.

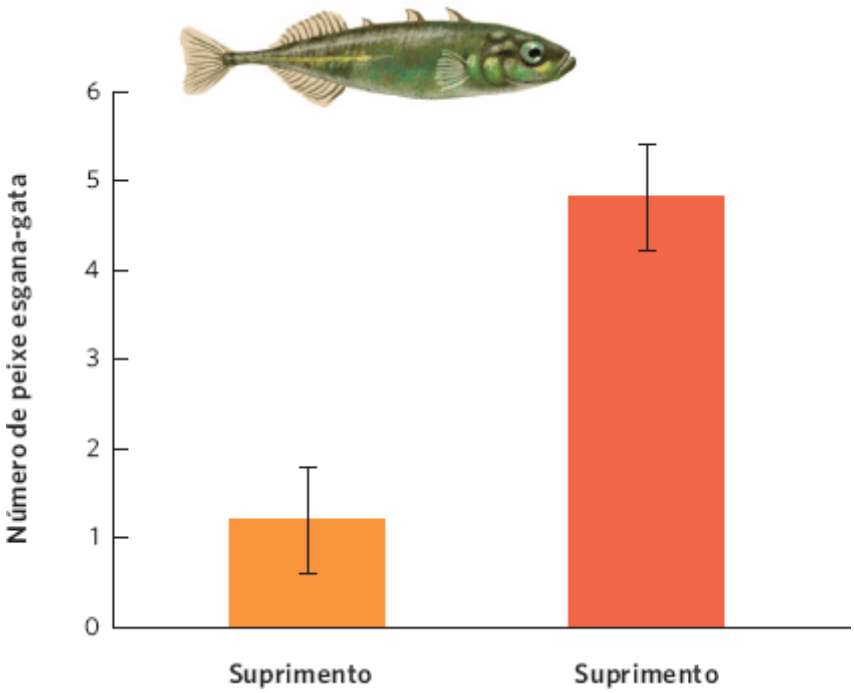


Figura 11.17 Distribuição livre ideal no peixe esgana-gata. Quando seis peixes foram colocados em um aquário com as duas extremidades recebendo uma diferença de 5:1 nas taxas de suprimento de alimentos, os peixes se distribuíram a uma razão de 4:1. Como resultado, cada peixe recebeu uma quantidade similar de alimento *per capita*. As barras de erro são desvios padrões. (Dados de M. Milinski, An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51 (1979): 36-40.)

Um estudo do chapim-azul (*Parus caeruleus*), uma pequena ave canora do sul da Europa, ajuda a ilustrar este ponto. O chapim-azul se reproduz em dois tipos de *habitat* de floresta – um dominado pelo carvalho decíduo (*Quercus pubescens*) e outro pelo carvalho perene (*Quercus ilex*). Estudos a longo prazo no sul da França revelaram que o *habitat* do carvalho decíduo produz mais lagartas, um importante item alimentar para os chapins-azuis. Essa diferença na disponibilidade de lagartas é refletida nas densidades populacionais das aves. Conforme pode ser observado na Figura 11.18, a floresta de carvalho decíduo sustenta mais de seis vezes casais reprodutores que a floresta de carvalho perene. Além disso, cada par reprodutor produz aproximadamente 60% mais filhotes ao ano na floresta de carvalho decíduo que na floresta de carvalho perene. Se presumirmos que a sobrevivência juvenil é de 20% no primeiro ano e que a sobrevivência adulta anual é de 50% (valores típicos de aves canoras de áreas temperadas), a população no *habitat* de carvalho decíduo apresentaria um crescimento anual de 9% ao ano, se os indivíduos excedentes não se dispersassem para fora do *habitat*. Ao mesmo tempo, a população no *habitat* de carvalho perene, de baixa qualidade, apresentaria um declínio anual de 13% ao ano, se nenhuma ave imigrasse do *habitat* de alta qualidade. Isso causaria a rápida extinção da população no *habitat* de baixa qualidade. Na verdade, as populações persistem ao longo do tempo porque o *habitat* de baixa qualidade recebe indivíduos excedentes do *habitat* de alta qualidade.

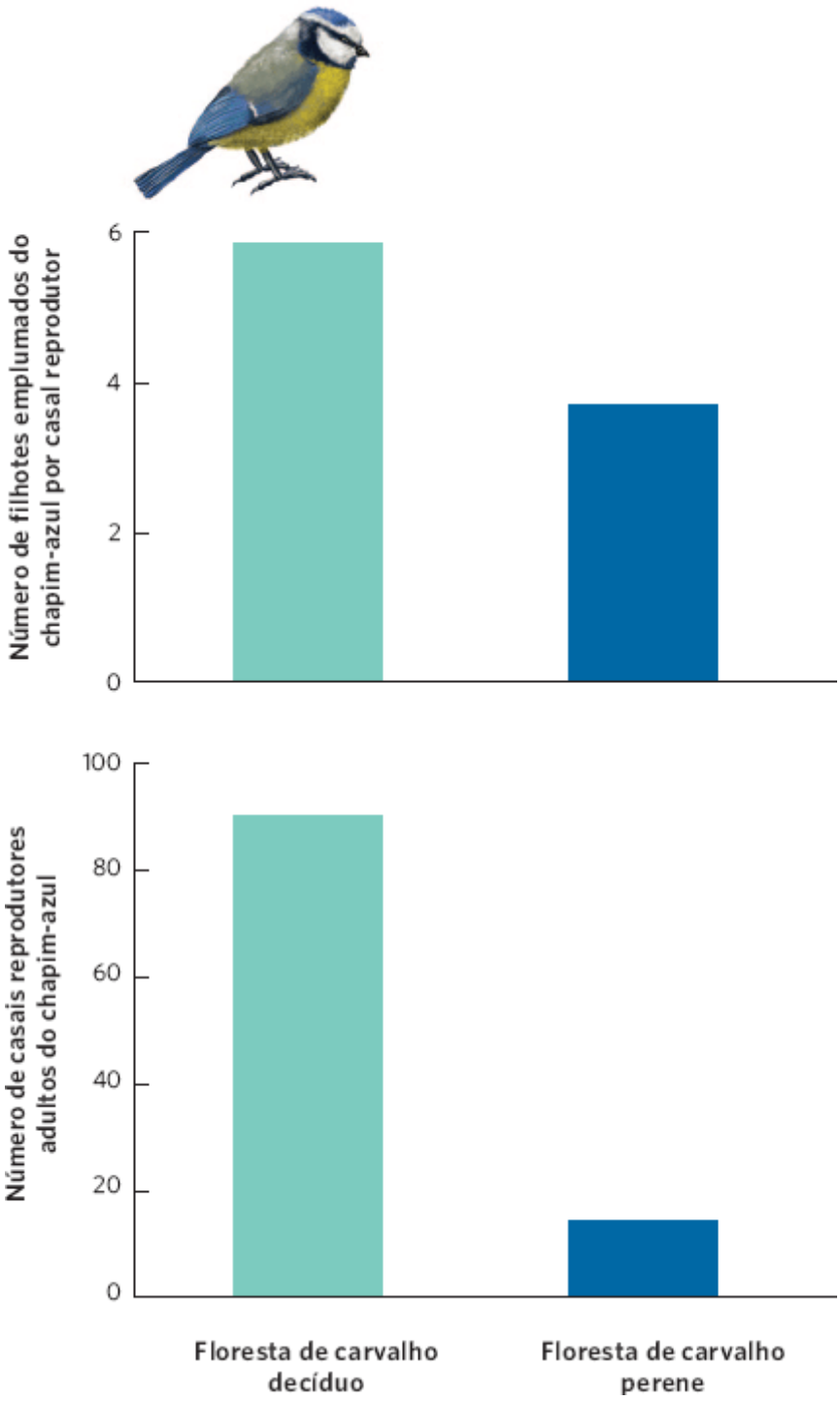


Figura 11.18 Efeitos da qualidade do habitat. Em aves canoras chapim-azul, as florestas de carvalhos decíduas sustentam muito mais casais adultos reprodutores que as florestas de carvalho perenes. Além disso, as aves que vivem na floresta de carvalho decíduo produzem aproximadamente 60% mais filhotes por ninho (Dados de Blondel J. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean blue tits [Parus *caeruleus*], *The Auk* 1993;110 511-520.)

MODELOS CONCEITUAIS DE ESTRUTURA ESPACIAL

A distribuição livre ideal examina como os indivíduos devem se distribuir quando conhecem a qualidade dos diferentes *habitats* e podem se mover livremente entre eles. No entanto, em muitos casos, não é fácil se deslocar de uma mancha de *habitat* até outra, seja pelo fato de as outras manchas estarem relativamente distantes ou por a região entre as manchas ser relativamente inóspita. Nesses cenários, a maioria dos indivíduos na mancha permanece nela e, apenas ocasionalmente, se dispersa para outras manchas de *habitat*. Como resultado, a população maior é dividida em grupos menores de coespecíficos que vivem em manchas isoladas, que denominamos **subpopulações**.

Quando os indivíduos se dispersam com frequência entre as subpopulações, a população inteira atua como uma estrutura única, e todas aumentam e diminuem em abundância de modo sincronizado. No entanto, quando a dispersão não é frequente, a abundância dos indivíduos em cada subpopulação pode flutuar independentemente uma da outra. Ao considerar a estrutura espacial das subpopulações, os ecólogos a dividiram em três modelos: *modelo de metapopulação básico*, *modelo de metapopulação fonte-sumidouro* e *modelo de metapopulação de paisagem.* Esses três modelos variam do menos para o mais complexo; a dinâmica de cada um deles é explorada em mais detalhes no Capítulo 12.

Modelo de metapopulação básico

O **modelo de metapopulação básico** descreve um cenário no qual existem manchas de *habitat* adequado inseridas em uma matriz de *habitat* inadequado. Presume-se que todas as manchas adequadas sejam de qualidade igual. Algumas manchas adequadas são ocupadas, enquanto outras não; embora as manchas desocupadas possam ser colonizadas por dispersores vindos das manchas ocupadas. Os modelos de metapopulação básico enfatizam como os eventos de colonização e extinção podem afetar a proporção de *habitats* adequados totais ocupados.

Subpopulações Quando uma população maior é dividida em grupos menores que vivem em manchas isoladas.

Modelo de metapopulação básico Um modelo que descreve um cenário no qual existem manchas de habitat adequado inseridas em uma matriz de habitat inadequado.

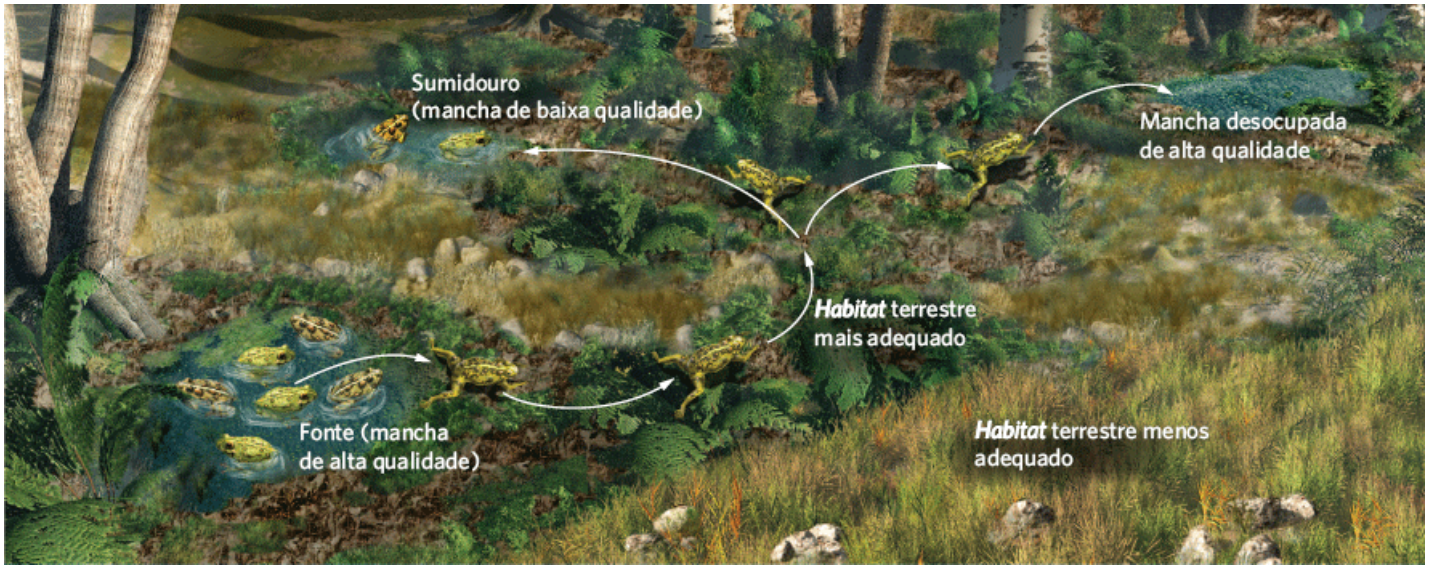


Figura 11.19 Modelo de metapopulação de paisagem. O modelo de paisagem contém as condições mais realistas de manchas de *habitat* que diferem em qualidade, e uma matriz circundante que é variável em sua adequabilidade para a dispersão e a presença de barreiras à dispersão.

Modelo de metapopulação fonte-sumidouro

O **modelo de metapopulação fonte-sumidouro** é construído sobre o modelo de metapopulação básico e adiciona a realidade de que diferentes manchas de *habitat* adequado não são de qualidade igual. Conforme observamos no estudo dos chapins-azuis, é comum que os ocupantes de *habitats* de alta qualidade atuem como uma fonte de dispersores. Essas populações são denominadas **subpopulações-fonte**. Ao mesmo tempo, podem existir *habitats* de baixa qualidade que raramente produzem filhotes excedentes o bastante para gerar dispersores. Esses *habitats* dependem de dispersores externos para manter a subpopulação. Essas subpopulações são conhecidas como **subpopulações de sumidouro**.

Modelo de metapopulação de paisagem

O **modelo de metapopulação de paisagem** é ainda mais realista que o modelo fonte-sumidouro, tendo em vista que considera ambas as diferenças na qualidade das manchas adequadas e a qualidade da matriz circundante. Conforme discutimos anteriormente neste capítulo, o *habitat* na matriz circundante pode variar em qualidade para os organismos dispersores. Considere, por exemplo, o desafio que rãs se metamorfoseando encontram ao deixar o seu lago de origem; elas enfrentam ambos os riscos da predação e da desidratação. Atravessar um campo gramado impõe um risco muito mais alto de predação e desidratação do que atravessar uma floresta úmida. Embora nem o campo e nem a floresta seja um *habitat* adequado para a rã se reproduzir, cada um apresenta diferentes magnitudes de barreiras à dispersão. Para que uma população regional de lagartos-de-colar persista e cresça, ela necessita de *habitats* de clareiras de alta qualidade e de uma matriz de floresta aberta, também de alta qualidade, que facilite a dispersão. O modelo de paisagem, ilustrado na Figura 11.19, representa a estrutura espacial das populações de maneira mais realista, embora também mais complexa.

Por todo este capítulo, examinamos a estrutura espacial das populações ao considerar as características de abundância, densidade e abrangência geográfica. Também enfocamos a importância de *habitats* adequados e na dispersão e como a modelagem do nicho ecológico pode nos auxiliar a prever as distribuições das populações no futuro. Ao fazer isso, ignoramos amplamente o fato de que as populações aumentam e diminuem em abundância; no entanto, no próximo capítulo, realizaremos uma exploração aprofundada sobre como as populações crescem e como esse crescimento é regulado.

Modelo de metapopulação fonte-sumidouro Modelo de população construído sobre o modelo de metapopulação básico e que considera o fato de que nem todas as manchas de habitat adequado são de igual qualidade.

Subpopulações-fonte Em habitats de alta qualidade, as subpopulações que atuam como uma fonte de dispersores em uma metapopulação.

Subpopulações de sumidouro Em habitats de baixa qualidade, as subpopulações que dependem de dispersores externos para manter a subpopulação em uma metapopulação.

Modelo de metapopulação de paisagem Modelo de população que considera diferenças tanto na qualidade das manchas adequadas quanto na qualidade da matriz circundante.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

A INVASÃO DA BROCA CINZA-ESMERALDA

Broca cinza-esmeralda. Após ser acidentalmente introduzido nos EUA na década de 1990, o inseto dizimou as populações de freixos. (Fotografia de David Cappaert, Michigan State University, Bugwood.org.)

Em 2002, um belo inseto verde, a broca cinza-esmeralda (*Agrilus planipennis*), foi observado pela primeira vez na América do Norte; nativo da Ásia oriental, ele nunca havia vivido na América do Norte e era desconhecido para a maioria das pessoas. Ao longo da década seguinte, a sua população cresceu e a broca cinza-esmeralda se tornou uma das pragas invasoras mais numerosas no continente.

A vastidão dos oceanos inóspitos havia evitado anteriormente a dispersão da broca cinza-esmeralda até a América do Norte. Os pesquisadores suspeitam que o inseto tenha chegado da Ásia, na década de 1990, ao ser acidentalmente transportado dentro de caixotes de madeira que foram embarcados da Ásia para Detroit, Michigan. Após a sua chegada em Michigan, foi encontrado um suprimento abundante de seu alimento favorito: as árvores de freixos. O inseto adulto causa poucos danos aos freixos, mas ovipõe nas frestas da casca da árvore. Quando os ovos eclodem, as larvas vivem em distribuições agregadas e consomem o câmbio e o floema subjacentes aos trocos das árvores. Tendo em vista que o câmbio é essencial para o crescimento das árvores e que o floema é essencial para o transporte de nutrientes, o consumo desses tecidos pelas larvas causa a morte de um freixo dentro de 2 a 3 anos. As larvas maduras se metamorfoseiam em besouros adultos e o ciclo se reinicia.

As florestas do meio-oeste apresentam uma abundância de freixos, e a população de besouros cresceu rapidamente em apenas alguns poucos anos. No entanto, o besouro apresenta uma distância de dispersão razoavelmente curta, raramente movimentando-se por mais de 100 m de onde surge pela primeira vez como um adulto, de modo que seria esperado que a abrangência geográfica desta praga se expandisse lentamente em virtude de sua dispersão limitada. Contudo, a abrangência do besouro expandiu-se rapidamente por meio da ajuda humana não intencional; à medida que os freixos morriam, muitos deles eram cortados para lenha. Muita dessa

lenha foi transportada por longas distâncias para eventos (p. ex., viagens em *camping*), o que possibilitou ao besouro colonizar novas subpopulações. O impacto dessa dispersão assistida tem sido dramático. Em 2012, apenas 10 anos desde sua descoberta, a broca cinza-esmeralda já cobria uma extensão desde Ontário e Quebec até o Missouri e o Tennessee, e do Wisconsin e Iowa até a Virginia e Pensilvânia. Em todos esses estados e províncias, os biólogos estabeleceram armadilhas para levantamento, contendo atrativos sexuais para os besouros, para estimar sua abundância e densidade na área.

A broca cinza-esmeralda já matou dezenas de milhões de freixos; o impacto financeiro é de dezenas de bilhões de dólares. Em consequência, os biólogos em toda a América do Norte estão trabalhando rapidamente para determinar até quão longe o inseto possivelmente pode se propagar e como ele poderia ser controlado. As estimativas da sua propagação estão sendo realizadas com a utilização da modelagem de nicho ecológico, com base nos ambientes que o inseto habita na Ásia. Infelizmente, os modelos atuais, com base no nicho fundamental dessa praga, preveem que o besouro será capaz de viver ao longo de uma abrangência geográfica muito grande, que inclui a maior parte da América do Norte. No entanto, há diversos esforços para reduzir essa abrangência por meio da introdução de inimigos naturais do besouro na Ásia, incluindo uma vespa parasitoide e um fungo patogênico. A esperança é que esses inimigos do besouro obtenham sucesso na redução da sua abrangência até um nicho percebido muito menor. A invasão da broca cinza-esmeralda provavelmente permanecerá um importante matador de freixos na América do Norte ainda por muitos anos, mas uma compreensão sobre a sua estrutura populacional auxiliou os biólogos a prever a sua propagação e desenvolver estratégias para reduzir o seu futuro impacto sobre a floresta.

Freixo americano. As larvas da broca cinza-esmeralda consomem o câmbio e o floema embaixo das árvores, causando sua morte. (Fotografia de Art Wagner, Washington State Department of Agriculture, Bugwood.org.)

Fontes: Kovacs KF *et al.* The influence of satellite populations of emerald ash borer on projected economic costs in U.S. communities, 2010-2020. *Journal of Environmental Management* 2011;92: 2170-2181.

Emerald Ash Borer info: A multinational effort. http://www.emeraldashborer.info/index.cfm

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A distribuição das populações é limitada a habitats ecologicamente adequados.** O intervalo de variação de condições abióticas adequadas nas quais os indivíduos conseguem persistir representa o nicho fundamental de uma espécie. O subconjunto de condições no qual uma espécie de fato persiste devido às interações bióticas é conhecido como o nicho percebido. Com uma compreensão do nicho percebido, os ecólogos conseguem usar a modelagem de nicho ecológico para prever as áreas nas quais uma espécie poderia persistir se fosse introduzida

■ **As distribuições populacionais têm cinco características importantes.** A abrangência geográfica de uma população é uma medida da área total que ela ocupa. A abundância de uma população é o número total de indivíduos que existe em uma área definida. A densidade de uma população é o número de indivíduos por unidade de área ou volume. A distribuição de uma população descreve o espaçamento entre os indivíduos. A dispersão é o movimento de indivíduos de uma área para outra

■ **As propriedades de distribuição das populações podem ser estimadas.** Essas propriedades são normalmente medidas usando diversas técnicas de levantamento, incluindo estudos com base na área e no volume, estudos de transecção linear e estudos de marcação e recaptura

■ **A abundância e a densidade populacionais estão relacionadas com a abrangência geográfica e o tamanho corporal adulto.** Em geral, há uma relação positiva entre a abundância de uma população e o tamanho da sua abrangência geográfica, embora muitos outros fatores bióticos e abióticos tenham um papel na determinação do tamanho da abrangência geográfica. Em geral, existe uma relação negativa entre o tamanho corporal adulto e a densidade de uma população, visto que indivíduos maiores necessitam de mais energia

■ **A dispersão é essencial para a colonização de novas áreas.** Muitas populações não ocupam *habitats* adequados porque existem limitações à sua dispersão. Um dos principais modos para facilitar a dispersão é por meio da criação de corredores de *habitat*

■ **Muitas populações vivem em manchas de habitat distintas.** A distribuição livre ideal mostra as previsões de como os indivíduos devem se distribuir caso eles desejem equalizar os benefícios *per capita*; embora isso raramente seja observado na natureza em virtude da importância de outros fatores, tais como predadores e territorialidade. Os ecólogos usaram três tipos de modelos de estrutura populacional: o modelo de metapopulação, o modelo fonte-sumidouro e o modelo de paisagem.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Qual é a diferença entre distribuição e estrutura populacional?

2. Por que o nicho percebido é considerado um subconjunto do nicho fundamental?

3. A rã-touro americana é nativa do leste da América do Norte, mas foi levada pelos humanos e, atualmente, prospera no oeste da América do Norte. O que isso sugere a respeito da causa do limite histórico da abrangência da rã-touro?

4. Como a modelagem do nicho ecológico pode ser utilizada para prever a propagação de espécies introduzidas?

5. Quais mecanismos causariam distribuições uniformes *versus* agregadas de indivíduos nas populações?

6. Suponha que 100 reses fossem deixadas pastar em dois pastos. Se a grama fosse três vezes mais produtiva no pasto A que no pasto B, quantas reses se encontrariam em cada pasto, caso elas seguissem uma distribuição livre ideal? O que poderia impedir a ocorrência dessa distribuição das reses?

7. Quais realismos da natureza os modelos fonte-sumidouro e de paisagem incluem que os modelos de metapopulação básicos não incluem?

8. Como a distância de dispersão de vida e o tamanho da vizinhança diferem entre uma planta cujas sementes são transportadas pelo vento e uma cujas sementes caem próximo da planta parental?

9. Por que a maioria das espécies apresenta suas mais altas densidades próximo ao centro de sua abrangência geográfica?

10. Explique por que os pesquisadores comumente observam uma relação entre o tamanho corporal adulto e a densidade populacional.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | DISTRIBUIÇÃO LIVRE IDEAL

Com a utilização dos dados em relação aos *habitats* de alta e baixa qualidade, crie um gráfico que represente como o benefício *per capita* é alterado em função do número de indivíduos na mancha.

Com base nesses dados, quantos indivíduos devem se dirigir para a área de alta qualidade antes que um indivíduo se volte para a área de baixa qualidade? Se houvesse 12 indivíduos, e eles seguissem uma distribuição livre ideal, aproximadamente quantos se encontrariam em cada *habitat*?

NÚMERO DEINDIVÍDUOS	BENEFÍCIO PER CAPITA DA ÁREADE ALTA QUALIDADE	BENEFÍCIO PER CAPITA DA ÁREADE BAIXA QUALIDADE
1	10,0	5,0
2	7,9	4,3

3	6,5	3,7
4	5,4	3,2
5	4,5	2,9
6	3,9	2,6
7	3,4	2,4
8	3,0	2,2
9	2,7	2,0
10	2,4	1,9

*N.RT.: Divisão política usada nos EUA e Inglaterra que abrange mais de um município.

CAPÍTULO 12

Crescimento e Regulação da População

Crescimento populacional humano. Durante os dois últimos séculos, o número de pessoas na Terra vem crescendo a uma taxa sem precedentes. Nesta foto, uma multidão se reúne como parte da celebração da *Oktoberfest* em Munique, na Alemanha. Fotografia de Stefan Auth/age footstock.

A Explosão Populacional Humana

Há milhares de anos, cresce rapidamente o número de pessoas que vivem na Terra. Embora as estimativas sejam compreensivelmente grosseiras, os especialistas acreditam que, há 1 milhão de anos, os ancestrais dos seres humanos modernos somassem 1 milhão de indivíduos. Com o advento da agricultura há 10.000 anos, a produção maior de alimentos possibilitou a aceleração do crescimento da população, de modo que, no ano de 1700, a população humana havia crescido para cerca de 600 milhões de pessoas. Durante a Revolução Industrial, o aumento da riqueza trouxe melhores condições de nutrição e saneamento e aprimoramento nos tratamentos médicos. Em consequência, a taxa de mortalidade de crianças diminuiu e a expectativa de vida dos adultos aumentou. Um aumento exponencial no crescimento populacional se seguiu a esses progressos. De acordo com as Nações Unidas, em 1804, a população mundial alcançou 1 bilhão. Embora tenha demorado mais de 1 milhão de anos para alcançar essa marca, foram necessários apenas 123 anos para chegarmos a 2 bilhões em 1927. Nas últimas décadas, 1 bilhão de pessoas são adicionadas a cada 12 ou 13 anos, e a população dobrou em apenas 40 anos. Em 2012, nosso planeta já continha 7 bilhões de pessoas.

"Em 2012, nosso planeta já continha 7 bilhões de pessoas."

O rápido crescimento da população humana no passado levou muitos cientistas a prever o tamanho das populações no futuro. No século 18, por exemplo, o economista britânico Thomas Malthus examinou os dados sobre o crescimento populacional humano e concluiu que a então rápida taxa de crescimento faria com que os humanos superassem em curto tempo o suprimento alimentar. A lógica de Malthus era simples; à medida que a densidade de humanos aumentava, cada pessoa teria menos alimento para comer, e as taxas de sobrevivência e reprodução diminuiriam. Um motivo pelo qual isso não ocorreu durante o século 19 foi que novas tecnologias aumentaram a produção de alimentos. Essa produção continua a crescer durante o século 21, e isso sustenta o crescimento adicional da população.

Os cientistas desenvolveram modelos matemáticos do crescimento populacional que preveem até quando a população humana irá crescer. Ao fazer essas previsões, um dos desafios é a diferença nas taxas de crescimento populacional entre os países desenvolvidos e em desenvolvimento. Os países desenvolvidos, que anteriormente apresentavam um crescimento rápido, incluindo os EUA e a maioria dos países europeus, atualmente apresentam populações crescendo lentamente, ou até mesmo declinando. Contrariamente, os países em desenvolvimento ainda têm taxas de crescimento altas, tendo em vista que apresentam um número desproporcional de pessoas jovens, que irão se reproduzir nas próximas décadas, levando a um crescimento adicional nessas populações. Ao considerar isso tudo, os modeladores de crescimento populacional estimam que a população mundial finalmente se estabilize entre 8 e 12 bilhões de pessoas por volta de 2050. Contudo, uma questão importante é se o nosso planeta consegue sustentar uma população tão grande.

O crescimento explosivo da população humana é um exemplo claro de como as populações podem crescer quando os recursos são abundantes. Modelos matemáticos nos ajudam a prever os futuros aumentos. Embora seja interessante do ponto de vista de crescimento populacional, conforme veremos neste capítulo, o aumento da população humana também é de grande interesse para os ecólogos, visto que praticamente toda grande questão ecológica está conectada com o número crescente de humanos na Terra.

Fontes: United Nations Population Fund, *State of the World Population 2011,* http://www.unfpa.org/webdav/site/global/shared/documents/publications/2011/EN-SWOP2011-FINAL.pdf.
"Population seven billion: UN sets out challenges", *BBC News,* October 26, 2011.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Sob condições ideais, as populações podem crescer rapidamente.
- As populações apresentam limites de crescimento.
- A velocidade de crescimento populacional é influenciada pelas proporções de indivíduos em diferentes classes etárias, tamanho e história de vida.

▶ O estudo da Ecologia no nível da população pode assumir diversas perspectivas diferentes. No capítulo anterior, por exemplo, examinamos a distribuição espacial das populações. Neste capítulo, serão examinadas as alterações no tamanho populacional, conhecidas como dinâmica populacional. Veremos como as populações crescem e exploraremos os fatores que regulam o seu crescimento.

Historicamente, os estudos de crescimento populacional se concentravam nas populações humanas. Conforme mencionado no início deste capítulo, Thomas Malthus examinou os dados sobre as populações humanas no século 18 e concluiu que elas estavam crescendo tão rapidamente que logo não haveria alimento suficiente para sustentar o seu tamanho. Essa percepção influenciou os cientistas do século 19, incluindo Charles Darwin, que percebeu que esse raciocínio poderia se aplicar a todos os organismos na Terra.

Compreender a regulação e o crescimento populacional é importante porque torna possível prever o crescimento populacional futuro. Essa capacidade de previsão nos ajuda a gerenciar o tamanho das populações das espécies cultivadas pelos humanos, das espécies que estão declinando e daquelas que precisam ser salvas da extinção e das pragas que invadem novas regiões e que precisam ser controladas. O estudo das populações é conhecido como **demografia**. Neste capítulo, exploraremos os principais modelos demográficos de como as populações crescem.

Sob condições ideais, as populações podem crescer rapidamente

As populações de quaisquer espécies podem crescer a uma velocidade incrivelmente rápida. Alguns dos primeiros estudos de crescimento populacional advieram dos pesquisadores que examinavam as populações humanas. Nesta seção, exploraremos o modo como os ecólogos utilizam modelos de crescimento populacional para prever de que maneira as populações crescerão ao longo do tempo.

MODELO DE CRESCIMENTO EXPONENCIAL

Para compreender como as populações crescem, primeiramente, devemos compreender o conceito de *taxa de crescimento* populacional. A **taxa de crescimento** de uma população é o número de novos indivíduos produzidos em um determinado intervalo de tempo menos o número de indivíduos que morrem. Tipicamente, consideramos a taxa de crescimento com base em um indivíduo, ou *per capita*. Sob condições ideais, os indivíduos podem apresentar taxas reprodutivas máximas e taxas de mortalidade mínimas. Quando isso ocorre, uma população alcança a sua mais alta taxa de crescimento *per capita* possível, denominada **taxa de crescimento intrínseco**, indicada como ***r***. Por exemplo, recursos abundantes possibilitam que um veado-de-cauda-branca tenha gêmeos, um mosquito-do-oeste (*Aedes sierrensis*) deposite até 200 ovos em uma única ninhada, e um carvalho-branco (*Quercus alba*) produza mais de 20.000 nozes em uma única estação reprodutiva. Além de facilitar as altas taxas de natalidade, recursos abundantes também levam a taxas de mortalidade mais baixas. Quando as condições são inferiores às ideais, por exemplo, em tempos de recursos reduzidos ou de aumento de doenças, a taxa de crescimento de uma população é inferior à sua taxa de crescimento intrínseco.

Demografia Estudo das populações.

Taxa de crescimento O número de novos indivíduos produzidos em um determinado intervalo de tempo menos o número de indivíduos que morrem.

Taxa de crescimento intrínseco (*r*) A mais alta taxa de crescimento *per capita* possível para uma população.

Uma vez conhecida a taxa de crescimento intrínseco de uma população, podemos estimar como ela crescerá com o tempo sob condições ideais. Para isso, podemos utilizar o **modelo de crescimento exponencial**, assim denominado porque usa uma fórmula que apresenta um expoente:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

em que "*e*" é a base do logaritmo natural (e = 2,72). Essa equação nos informa que, quando as condições são ideais, o tamanho da população no futuro (N_t) depende do tamanho atual da população (N_0), da taxa de crescimento intrínseco (r) da população e do intervalo de tempo no qual a população cresce (t).

O modelo de crescimento exponencial mostra que as populações que vivem sob condições ideais podem ter um crescimento rápido que, quando plotado em um gráfico, produz uma **curva em formato de J**, conforme ilustrado na Figura 12.1A; a Figura 12.1B mostra que a população humana tem crescido exponencialmente durante os últimos 300 anos.

Com a utilização do modelo exponencial, também é possível determinar a taxa de crescimento em qualquer tempo. Para tanto, pode-se derivar a equação de crescimento exponencial e obter a seguinte equação:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

em que $\frac{dN}{dt}$ representa a mudança no tamanho da população por unidade de tempo. Em palavras, essa equação nos diz que a taxa de mudança no tamanho da população em qualquer instante depende da sua taxa de crescimento intrínseco e do tamanho da população naquele instante. As populações com taxas de crescimento intrínseco mais altas, ou um número maior de indivíduos reprodutores, apresentarão uma taxa maior de aumento na população. Outro modo de interpretar essa equação é que ela nos fornece a inclinação da reta que relaciona o tamanho de população com o tempo em qualquer instante. Olhando os gráficos da Figura 12.1, por exemplo, a inclinação da reta é bem baixa no início e, com o passar do tempo, passa a ser muito alta mais à frente. Isso confirma que, inicialmente, a população cresce de modo mais lento, visto que existe um número pequeno de indivíduos reprodutores; no entanto, em seguida, muito mais rápido à medida que o número de indivíduos reprodutores aumenta.

O modelo de crescimento exponencial para uma população se assemelha ao modo como o dinheiro aumenta quando está rendendo juros em uma conta bancária. O número de indivíduos na população é análogo à quantidade de reais em sua conta bancária, e a taxa de crescimento intrínseco é análoga à taxa de juros anual. Imagine que você tivesse R$ 1.000,00 em sua conta, recebeu 5% de juros anuais, nunca depositou ou sacou dinheiro da conta, e todos os juros ganhos foram depositados diretamente naquela conta ao final de cada ano. Após o período de 1 ano, o saldo seria de R$ 1.050,00, que equivale a um crescimento anual de R$ 50,00. O saldo após o segundo ano seria de R$ 1.102,50 – um crescimento anual de R$ 52,50; no décimo ano, o crescimento anual seria de R$ 77,57 e, no vigésimo ano, de R$ 126,35. Conforme é possível notar, uma taxa de juros constante resulta em um saldo sempre crescente. De modo similar, uma taxa de crescimento intrínseco constante resulta em números sempre crescentes de indivíduos em uma população, e a população sofre um crescimento exponencial.

MODELO DE CRESCIMENTO GEOMÉTRICO

O modelo de crescimento exponencial pode ser aplicado às espécies que se reproduzem durante todo o ano, como os humanos. Contudo, a maioria das espécies de plantas e animais apresenta épocas de reprodução discretas. Por exemplo, a maior parte das aves e dos mamíferos se reproduz na primavera e no verão, quando existem recursos abundantes disponíveis para seus filhotes. Como exemplo, temos a perdiz-da-califórnia (*Callipepla californica*), uma ave do oeste da América do Norte que produz uma ou duas ninhadas na primavera. A população de perdizes apresenta um grande aumento no seu tamanho na primavera, mas, em seguida, declina lentamente durante o verão, o outono e o inverno, em decorrência de mortes. É possível observar as mudanças nos tamanhos da população na Figura 12.2, em que cada cor no gráfico representa a nova geração de perdizes jovens que é produzida a cada primavera. Ao examinar o padrão da abundância populacional ao longo de diversos anos, é possível observar que o modelo de crescimento exponencial, que presume nascimentos e mortes contínuos durante todo o ano, não descreve as populações de animais como a perdiz, que têm um período de reprodução distinto. Para essas espécies, os ecólogos usam o **modelo de crescimento geométrico**, tendo em vista que ele compara o tamanho das populações em intervalos de tempo regulares. No caso da perdiz-da-califórnia, por exemplo, o modelo de crescimento geométrico possibilita que comparemos os tamanhos populacionais em intervalos anuais.

Modelo de crescimento exponencial Modelo de crescimento populacional no qual a população aumenta continuamente a uma taxa exponencial.

Curva em formato de J O formato do crescimento exponencial quando plotado em gráfico.

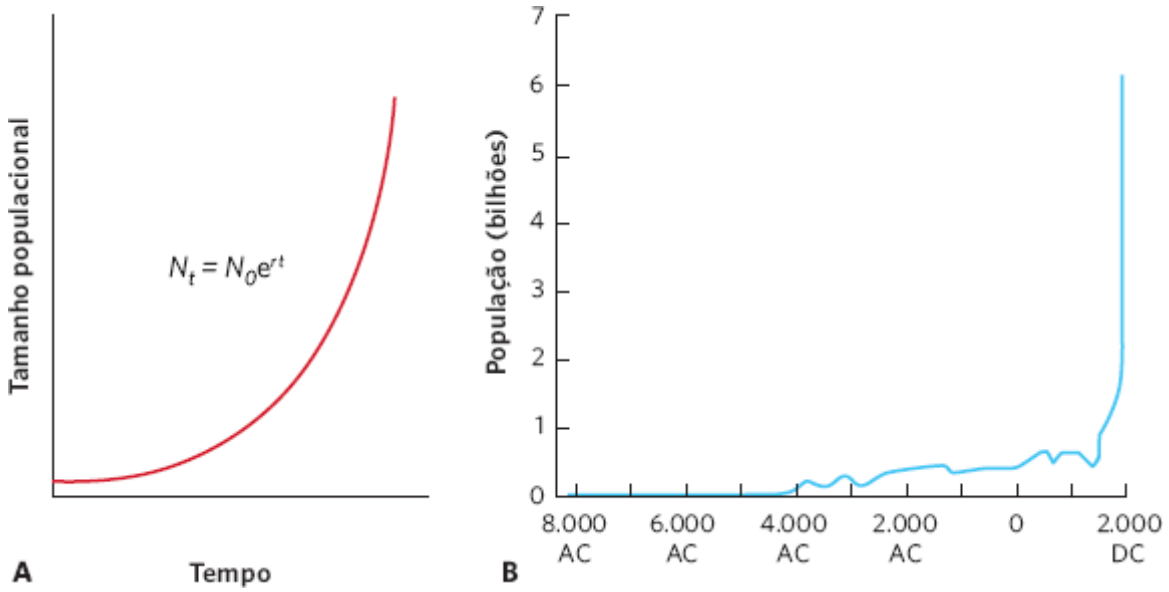


Figura 12.1 Modelo de crescimento exponencial. **A.** Ao longo do tempo, uma população que vive sob condições ideais pode passar por um rápido aumento no seu tamanho. Isso produz uma curva em formato de J. **B.** O crescimento populacional humano é um excelente exemplo de uma curva em formato de J. Dados de http://www2.uvawise.edu/pww8y/Supplement/ConceptsSup/PopulationSup/ChartWldPopGro.html.

O modelo de crescimento geométrico é expresso como uma razão do tamanho de uma população em 1 ano em relação ao seu tamanho no ano anterior (ou algum outro intervalo de tempo). A essa razão é atribuído o símbolo λ, a letra grega minúscula *lambda*. Um valor de λ maior que 1 significa que o tamanho populacional cresceu a partir de 1 ano até o próximo, porque houve mais nascimentos que mortes. Quando λ é menor que 1, o tamanho populacional diminuiu a partir de 1 ano até o próximo, porque houve mais mortes que nascimentos. Como não pode haver um número negativo de indivíduos, o valor de λ é sempre positivo.

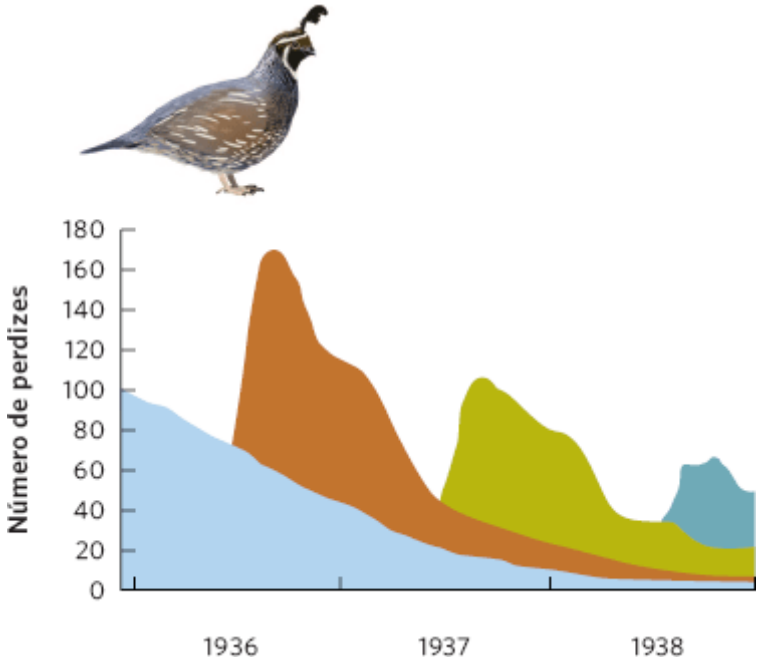


Figura 12.2 Eventos reprodutivos discretos da perdiz-da-califórnia. Cada geração de novas perdizes produzida a cada primavera é representada por uma cor diferente. Tendo em vista que os nascimentos ocorrem somente na primavera, o crescimento da espécie é mais bem modelado como um crescimento geométrico em vez de um modelo de crescimento exponencial. Dados de Emlen JT, Jr. Sex and age ratios in survival of California quail. *Journal of Wildlife Management* 1940; 4: 92-99.

Se N_0 é o tamanho da população no tempo 0, então o seu tamanho em um intervalo de tempo seguinte seria:

$$N_1 = N_0\lambda$$

Em seguida, é possível examinar como prevemos o tamanho populacional após mais de um intervalo de tempo. Por exemplo, se quiséssemos estimar o tamanho populacional após dois intervalos de tempo:

$$N_2 = (N_0\lambda)\lambda$$

que pode ser rearranjado para

$$N_2 = N_0\lambda^2$$

Em termos mais gerais, podemos expressar o modelo de crescimento geométrico como:

$$N_t = N_0\lambda^t$$

em que t representa o tempo. Imagine que iniciamos com uma população de 100 perdizes, com uma taxa de crescimento anual de $\lambda = 1{,}5$. Após 5 anos, o tamanho da população é

$$N_5 = N_0 \times \lambda^5$$
$$N_5 = 100 \times 1{,}5^5$$
$$N_5 = 759$$

Usando o modelo de crescimento geométrico, também podemos calcular quanto o tamanho de uma população muda de um intervalo de tempo para o outro. A mudança no tamanho de um intervalo de tempo para o próximo é denominada ΔN, em que Δ, a letra grega maiúscula delta, significa "uma variação em". A mudança no tamanho populacional é a quantidade de indivíduos no fim do intervalo, menos a quantidade de indivíduos no início do intervalo.

$$\Delta N = N_0\lambda^t - N_0$$

que pode ser rearranjado para:

$$\Delta N = N_0\,(\lambda^t - 1)$$

Se retornarmos ao nosso exemplo no qual o tamanho populacional inicial é 100 e a taxa de crescimento anual é 1,5, a mudança no tamanho após 5 anos será de:

$$\Delta N = 100\ (1{,}5^5 - 1)$$
$$\Delta N = 659$$

COMPARAÇÃO DOS MODELOS DE CRESCIMENTO EXPONENCIAL E GEOMÉTRICO

Note que a equação do crescimento exponencial é idêntica à do crescimento geométrico, exceto que e^r substitui λ. Portanto, o crescimento geométrico e o exponencial estão relacionados por

$$\lambda = e^r$$

Modelo de crescimento geométrico Modelo de crescimento populacional que compara o tamanho das populações em intervalos de tempo regulares.

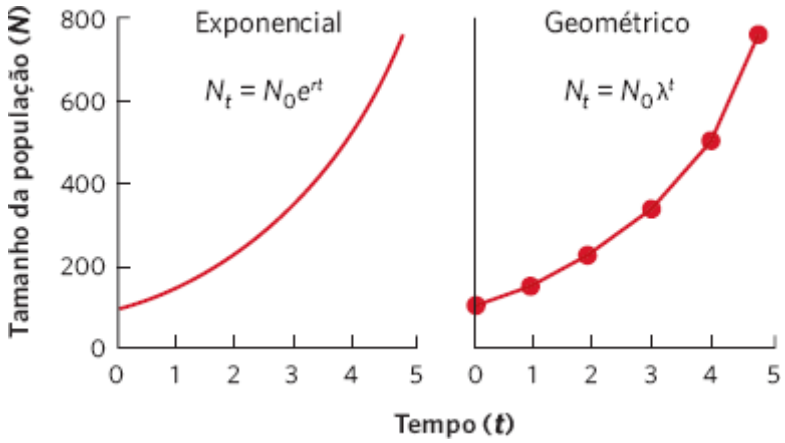


Figura 12.3 Comparação do crescimento das populações usando os modelos de crescimento exponencial e geométrico. O modelo exponencial utiliza dados contínuos; enquanto o geométrico utiliza dados discretos, calculados a cada ponto no tempo. No entanto, os dois modelos revelam o mesmo aumento no tamanho da população ao longo do tempo.

que pode ser rearranjado para

$$\ln \lambda = r$$

Dessa relação, podemos ver que λ e r estão diretamente relacionados entre si. De fato, se fossemos plotar o crescimento das populações contra o tempo com a utilização de ambos os modelos, e estabelecendo $\lambda = e^r$, encontraríamos curvas de crescimento idênticas. É possível observar essa comparação na Figura 12.3. Embora o modelo exponencial contenha pontos de dados contínuos, enquanto o geométrico contém pontos discretos, os dois modelos apresentam o mesmo padrão de crescimento populacional. A Figura 12.4 compara as relações entre λ e r examinando os valores de λ e r quando as populações diminuem, permanecem constantes ou crescem. Quando uma população está diminuindo, $\lambda < 1$ e $r < 0$; quando é constante, $\lambda = 1$ e $r = 0$; quando está aumentando, $\lambda > 1$ e $r > 0$.

TEMPO DE DUPLICAÇÃO DA POPULAÇÃO

É possível verificar a capacidade de crescimento de uma população ao observar o rápido aumento de organismos introduzidos em uma nova região com um ambiente adequado. Em 1937, por exemplo, dois machos e seis fêmeas de faisão foram libertados na ilha Protection, em Washington. Em 5 anos, a população aumentou para 1.325 aves adultas, o que significa que apresentou uma taxa de crescimento anual de $\lambda = 2{,}78$. Em outras palavras, a população quase triplicou, em média, a cada ano. As populações mantidas sob condições ideais em laboratório podem apresentar taxas de crescimento muito altas. Em condições ideais, o valor de λ pode ser tão alto quanto 24 para o rato-do-campo (*Microtus agrestis*), um pequeno mamífero similar a um camundongo; 10 bilhões (10^{10}) para o besouro-da-farinha; e 10^{30} para pulgas-d'água.

Um modo de verificar a possível taxa de crescimento potencial das populações é estimar o tempo necessário para que uma população duplique em abundância, conhecido como o **tempo de duplicação**. Para compreender como determinar o tempo de duplicação, podemos começar rearrumando a equação de crescimento exponencial:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$
$$e^{rt} = N_t \div N_0$$

Quando uma população duplica, o seu tamanho é o dobro do tamanho inicial no tempo 0. Em consequência, podemos substituir ($N_t \div N_0$) pelo valor 2 e determinar o tempo necessário (t_2[11]) para que uma população duplique em tamanho:*

$$e^{rt} = 2$$
$$rt = \ln 2$$
$$t = \ln 2 \div r$$

Para o modelo geométrico, a equação é quase a mesma, exceto que r é substituído por $\ln \lambda$

$$t = \ln 2 \div \ln \lambda$$

Determinado que o valor de ln 2 é 0,69, o tempo de duplicação para o faisão, que apresenta uma taxa de crescimento anual de $\lambda = 2{,}78$, pode ser calculado como:

$$t_2 = 0{,}69 \div \ln 2{,}78$$
$$t_2 = 0{,}67 \text{ ano}$$
$$t_2 = 246 \text{ dias}$$

Tempo de duplicação O tempo necessário para que uma população duplique em tamanho.

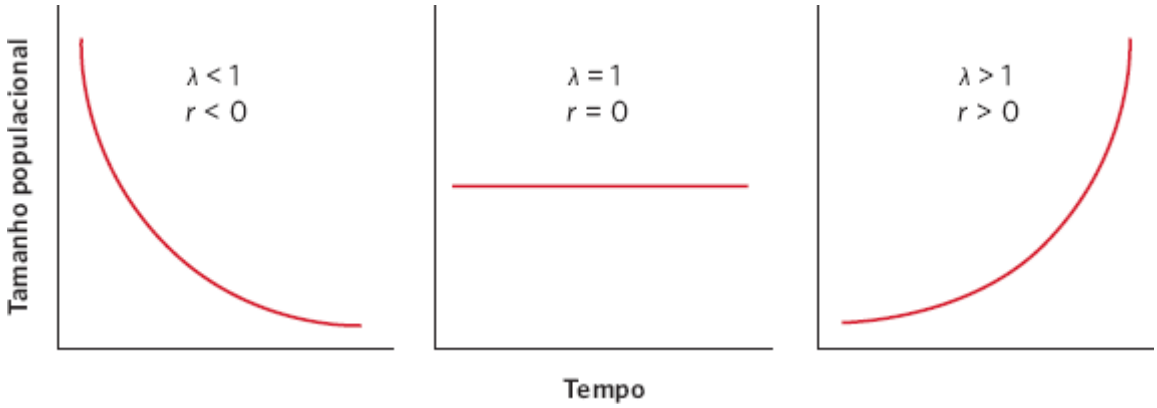


Figura 12.4 Comparação dos valores de λ e r quando as populações estão diminuindo, permanecendo constantes ou aumentando. Quando a população está diminuindo, $\lambda < 1$ e $r < 0$; quando a população é constante, $\lambda = 1$ e $r = 0$; quando a população está aumentando, $\lambda > 1$ e $r > 0$.

O mesmo cálculo fornece tempos de duplicação de 79 dias para o rato-do-campo, 11 dias para o besouro-da-farinha e apenas 3,6 dias para a pulga-d'água. Com a utilização desse cálculo, os demógrafos determinaram que, atualmente, o tempo de duplicação para a população humana é de 40 anos.

Os modelos de crescimento exponencial e geométrico são excelentes pontos de partida para compreender como as populações crescem. Além disso, existem evidências abundantes de que as populações reais de fato crescem rápido no início, exatamente como esses modelos sugerem. Contudo, conforme veremos na próxima seção, nenhuma população pode manter o crescimento exponencial indefinidamente. À medida que as populações se tornam maiores, elas se tornam limitadas por outros fatores, tais como competição, predação e patógenos.

As populações apresentam limites de crescimento

Na natureza, comumente observamos que há limites até onde uma população pode crescer. Os ecólogos classificam tais limites como *independentes da densidade* ou *dependentes da densidade*. Nesta seção, serão revisados esses dois tipos de limites do crescimento populacional e discutiremos como incorporá-los aos modelos de crescimento populacional.

FATORES INDEPENDENTES DA DENSIDADE

Como o nome sugere, os fatores **independentes da densidade** limitam o tamanho da população independentemente de sua densidade. Fatores independentes da densidade incluem desastres naturais, tais como tornados, furacões, enchentes e incêndios. No entanto, outras alterações menos dramáticas no ambiente, incluindo temperaturas e secas extremas, também podem limitar as populações. Em todos esses casos, o impacto na população não está relacionado com o número de indivíduos existentes nela. Considere, por exemplo, o que ocorre quando um furacão atinge uma floresta costeira. O número de árvores que sobrevivem a um furacão é independente do número de árvores que havia antes da sua chegada.

Um estudo clássico sobre os efeitos independentes da densidade foi conduzido por James Davidson e Herbert Andrewartha, na Austrália, durante as décadas de 1930 e 1940. O *Thrips imaginis* era uma praga de insetos comum na Austrália, que ocasionalmente aumentava muito e devastava as macieiras e roseiras por grandes regiões do país. De 1932 a

1946, os pesquisadores levantaram as populações de *T. imaginis* em flores de roseiras como uma tentativa de compreender as causas das grandes variações no tamanho populacional. Eles suspeitavam que essas mudanças no tamanho eram resultado de fatores independentes da densidade, como a variação sazonal na temperatura e na precipitação atmosférica. A Figura 12.5 mostra os tamanhos populacionais que os pesquisadores previram e os tamanhos que observaram. Conforme pode ser observado, as mudanças previstas na abundância de *T. imaginis* se aproximaram do número de espécimes encontradas nos levantamentos.

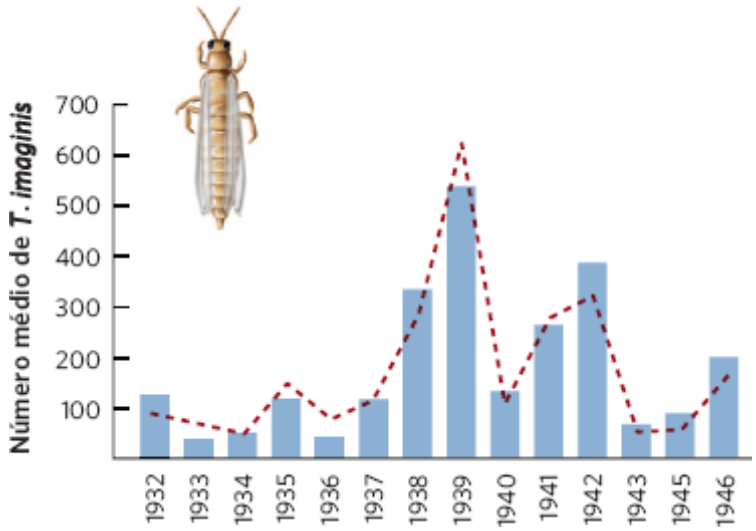


Figura 12.5 Previsão do crescimento independente da densidade do T. imaginis. Os cientistas levantaram as populações dessa espécie nas flores de roseiras entre 1932 e 1946. A linha pontilhada representa o número previsto de espécimes em cada ano, com base em um modelo que incluiu variáveis de temperatura e precipitação atmosférica, que causam efeitos independentes da densidade na *T. imaginis*. As barras representam o número de indivíduos observados a cada ano. Dados de Davidson J, Andrewartha HG. The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *The Journal of Animal Ecology* 1948; 17: 200-222.

Compreender o papel dos fatores independentes da densidade permanece como um importante objetivo dos ecólogos atualmente. Por exemplo, em 2011, os pesquisadores do U.S. Forest Service e do Canadian Forest Service relataram os impactos de besouros-de-casca-de-árvore no oeste da América do Norte. Estes besouros são insetos nativos que consomem os tecidos do floema das árvores, causando a sua morte. Durante as últimas décadas, os besouros mataram bilhões de árvores coníferas, que cobriam milhões de hectares desde o México até o Alasca (Figura 12.6). Sob temperaturas mais quentes, os besouros-de-casca-de-árvore se desenvolvem mais rapidamente e produzem mais gerações por ano, mas podem ser mortos por temperaturas atipicamente frias. Em consequência, a temperatura é um determinante importante do tamanho da população. Preocupados a respeito do possível efeito da alteração climática na população dos besouros-de-casca-de-árvore, os pesquisadores usaram as previsões do crescente aquecimento global e aplicaram seu conhecimento da ecologia dos besouros para projetar o crescimento futuro. Eles concluíram que as populações de besouros-de-casca-de-árvore provavelmente aumentarão dramaticamente e causarão mais danos às árvores coníferas no futuro.

FATORES DEPENDENTES DA DENSIDADE

Os fatores **dependentes da densidade** afetam o tamanho populacional em relação a sua densidade. Os ecólogos consideram útil dividir esses fatores em duas categorias. A **dependência negativa da densidade** ocorre quando a taxa de crescimento populacional diminui à medida que a densidade aumenta. A **dependência positiva da densidade**, também conhecida como **dependência da densidade inversa**, ocorre quando a taxa de crescimento populacional aumenta à medida que sua densidade aumenta. Tendo em vista que a dependência positiva da densidade foi proposta pela primeira vez pelo ecólogo Warder Allee, em 1931, ela também é conhecida como o **efeito de Allee**.

Independentes da densidade Fatores que limitam o tamanho populacional independentemente de sua densidade.

Dependentes da densidade Fatores que afetam o tamanho populacional em relação à densidade.

Figura 12.6 Besouros-de-casca-de-árvore. Muitos destes pinheiros *lodgepole* na Colúmbia Britânica central, no Canadá, foram gravemente danificados por besouros-de-casca-de-árvore, que consomem os tecidos do floema dos pinheiros. O besouro-do-pinheiro (*Dendroctonus ponderosae*) é uma das diversas espécies de besouros-de-casca-de-árvore que se prevê tornarem-se mais abundantes no futuro com o aquecimento global. Fotografia de Tom Nevesely/age fotostock e (inserto) Spectrum Photofile.

Alguns dos fatores negativos dependentes da densidade mais comuns incluem recursos que estão disponíveis de forma limitada, tais como alimentos, locais para ninhos e espaço físico. Quando uma população é pequena, existe uma abundância de recursos para todos os indivíduos, mas à medida que a população aumenta, esses recursos são divididos entre os indivíduos. Em consequência, a quantidade de recursos *per capita* declina e, em algum ponto, alcança um nível no qual é difícil para que os indivíduos cresçam, se reproduzam e sobrevivam. Essa foi a preocupação que Malthus expressou no século 18 a respeito do rápido crescimento da população humana.

Embora a competição pelo alimento seja um desafio comum para as populações que alcançam tamanhos grandes, esse não é o único desafio. Populações aglomeradas também podem apresentar níveis de estresse mais altos, transmitir doenças a uma velocidade maior e atrair a atenção de predadores. Todos esses fatores podem atuar para retardar e, finalmente, limitar o crescimento populacional.

Dependência negativa da densidade em animais

Em um experimento clássico que investigou a regulação dependente da densidade das populações, Raymond Pearl introduziu casais da mosca-da-fruta (*Drosophila melanogaster*) em diferentes densidades em frascos de laboratório contendo quantidades idênticas de alimento. À medida que o número de indivíduos nos frascos aumentava, a competição pelo alimento se tornava mais intensa, e o número de filhotes produzidos por casal diminuía, conforme mostra a Figura 12.7. Com populações ainda maiores, a duração de vida dos adultos também declinou bruscamente, demonstrando que as moscas-das-frutas jovens e idosas foram afetadas pela competição pelo alimento.

Embora a dependência negativa da densidade seja facilmente demonstrada em laboratório, diversos experimentos naturais confirmaram a existência do fenômeno na natureza. Por exemplo, a andorinha-do-mar comum (*Sterna hirundo*) é uma ave que constrói ninhos nas praias. Na década de 1970, a população dessas andorinhas na costa leste da América do Norte começou a se expandir para uma área conhecida como baía de Buzzards em Massachusetts. Elas colonizaram primeiramente a ilha Bird, onde seus números aumentaram rapidamente, de cerca de 200 para 1.800 indivíduos em 1990, como mostrado na Figura 12.8. Para essas andorinhas, o fator limitante do crescimento populacional parece ser a disponibilidade de locais adequados para a construção de ninhos. Em 1991, os locais de reprodução mais adequados na ilha Bird estavam ocupados, e a população parou de crescer. No ano seguinte, as aves começaram a colonizar a ilha Ram, onde a população aumentou para pouco mais de 2.000 aves e, em seguida, se estabilizou por volta do ano 2000. Aproximadamente nessa época, as andorinhas começaram a colonizar a ilha Penikese. Esses dados demonstram que, embora as andorinhas-do-mar comuns apresentem uma alta taxa de crescimento intrínseco, ao final, um número limitado de locais para ninhos limita o tamanho da população.

Dependência negativa da densidade Quando a taxa de crescimento populacional diminui à medida que a densidade populacional aumenta.

Dependência positiva da densidade Quando a taxa de crescimento populacional aumenta à medida que a densidade populacional aumenta. *Também conhecida como* **Dependência inversa da densidade** ou **Efeito de Allee**.

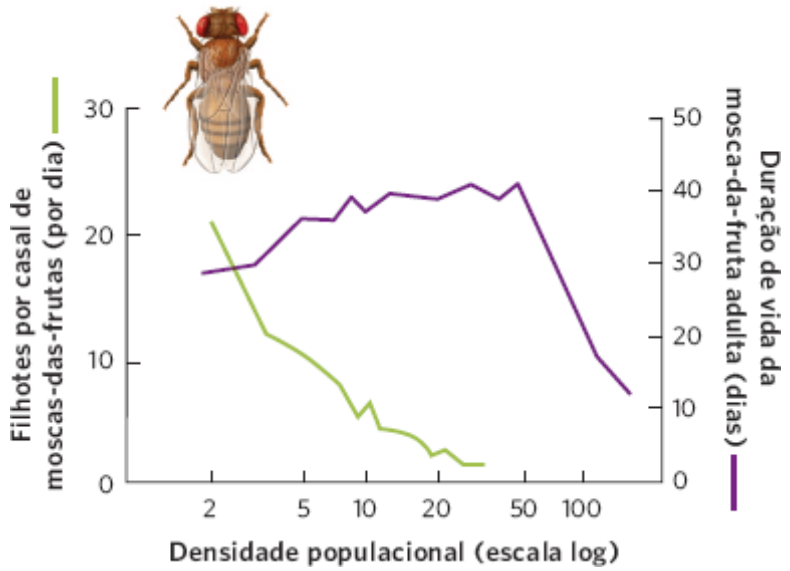


Figura 12.7 Limites no crescimento populacional. Populações maiores causam aumento da competição. Este gráfico mostra que, à medida que aumenta a competição entre as moscas-das-frutas, elas sofrem um declínio no número de filhotes produzidos por casal reprodutor por dia. O aumento da competição também leva a um declínio na duração de vida das moscas adultas. Dados de Pearl R. The growth of populations. *Quarterly Review of Biology* 1927; 2: 532-548.

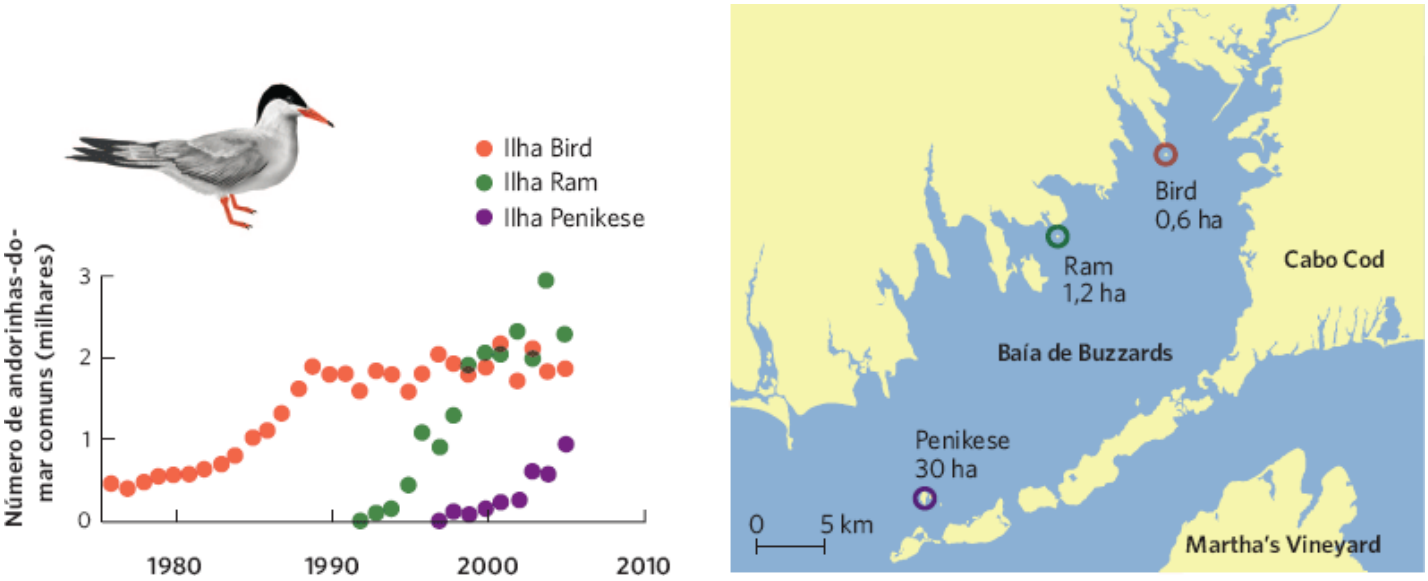


Figura 12.8 Dependência negativa da densidade nas andorinhas-do-mar comuns. À medida que a população de andorinhas se expandiu na baía de Buzzards, em Massachusetts, elas colonizaram a ilha Bird. O rápido crescimento da população preencheu a maioria dos locais disponíveis para ninhos e, em seguida, as aves colonizaram a ilha Ram. Mais uma vez, a população cresceu e ocupou a maioria dos locais para a construção de ninhos. As andorinhas então colonizaram a ilha Penikese. Dados cortesia de Ian C. T. Nisbet.

Dependência negativa da densidade em plantas

As plantas também sofrem redução da fecundidade e aumento da mortalidade em altas densidades. Quando são cultivadas em altas densidades, cada planta tem acesso a menos recursos, tais como luz solar, água e nutrientes do solo. Em consequência, é mais difícil para cada planta crescer. Podemos observar esse resultado em um estudo do linho (*Linum usitatissimum*), que foi cultivado em um grande intervalo de densidades e, em seguida, desidratado para determinar a sua massa. Os dados desse experimento estão mostrados na Figura 12.9. Quando as sementes foram plantadas a uma densidade de 60 sementes por m^2, o peso seco médio dos indivíduos ficou entre 0,5 e 1,0 g. Quando foram plantadas a densidades de 1.440 a 3.600 por m^2, a maioria dos indivíduos pesou menos de 0,5 g. Plantas com crescimento reduzido geralmente apresentam redução da fecundidade; em consequência, a alta competição causada pelas altas densidades de plantas causa um crescimento mais lento de uma população de linhos.

Sob densidades muito altas, a competição entre coespecíficos pode causar a morte das plantas. Em um experimento com a utilização de buvas (*Erigeron canadensis*), as sementes foram plantadas a uma densidade de 100.000/m^2. A competição entre as plântulas foi intensa; como pode ser observado na Figura 12.10A, ao longo de um período de 8 meses, a maioria delas morreu. Um cuidadoso exame dos dois eixos *y* na figura ilustra que houve diminuição de 100 vezes na densidade populacional, mas aumento de 1.000 vezes no peso médio dos indivíduos sobreviventes. Em consequência, a massa total das plantas aumentou 10 vezes ao longo do tempo.

Na Figura 12.10B, é possível observar os mesmos dados, mas agora inserimos em um gráfico a densidade das plantas sobreviventes em função do tempo, confrontada com a massa média seca por planta, com a utilização de uma escala logarítmica. Ao plotar esses dados, observamos que eles caem sobre uma reta com uma inclinação de aproximadamente $-\frac{3}{2}$. Os ecólogos de plantas denominam essa relação de **curva de autoafinamento**; a qual tem sido observada com frequência entre uma ampla diversidade de espécies. As conclusões que emergem da curva de autoafinamento apresentam diversas utilizações práticas. Por exemplo, a curva pode ser utilizada para prever a sobrevivência e o crescimento de plantas cultivadas que poderiam ser plantadas em diferentes densidades em campos agrícolas, ou de mudas de árvores que poderiam ser plantadas em diferentes densidades em plantações de florestas.

Nas plantas, nos animais e em outros grupos taxonômicos, a dependência negativa da densidade tende a controlar as populações e a manter seus níveis próximos ao número máximo que pode ser suportado pelo ambiente. Em muitos casos, as populações são afetadas por ambos os fatores dependentes e independentes da densidade. Em seguida, consideramos o fascinante processo da dependência positiva da densidade.

Curva de autoafinamento Relação gráfica que mostra como diminuições na densidade populacional ao longo do tempo levam a aumento no tamanho de cada indivíduo na população.

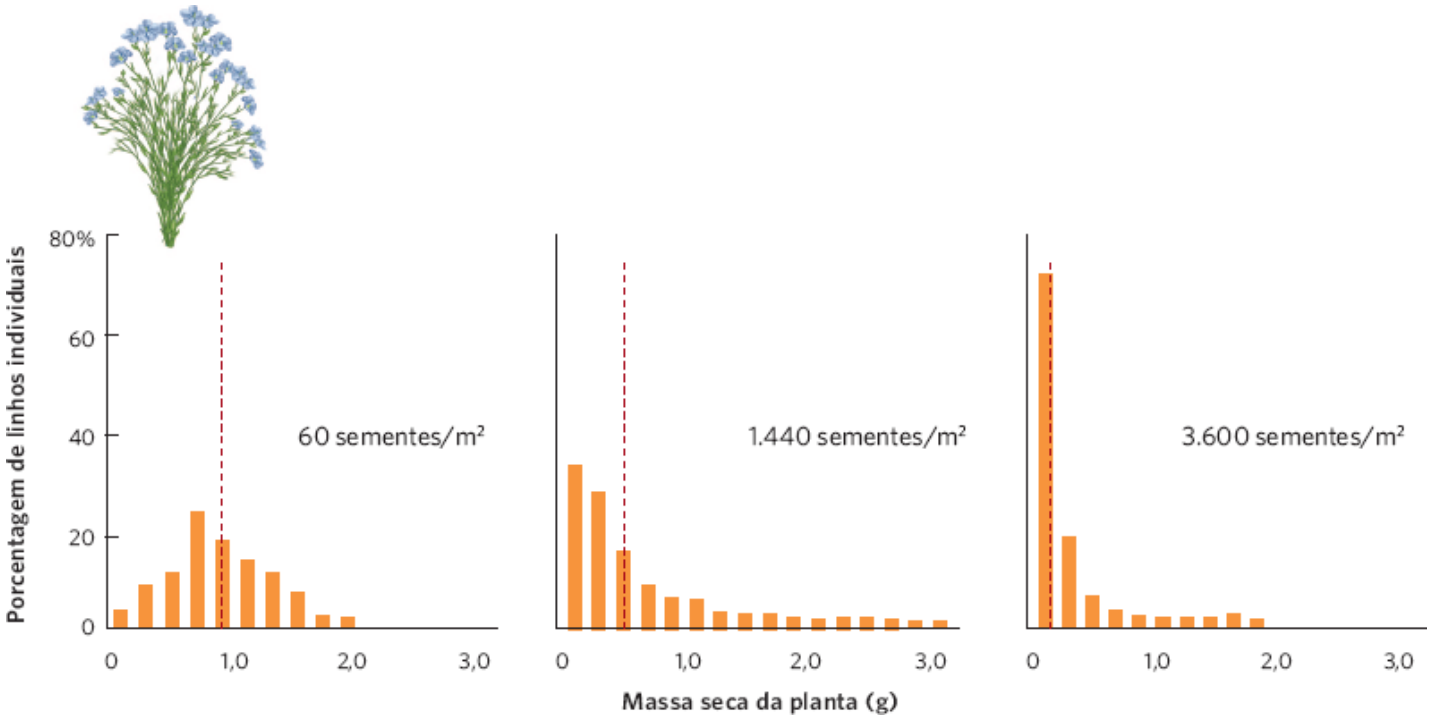


Figura 12.9 Dependência negativa da densidade no linho. Quando sementes de linho são plantadas em densidades mais altas, a planta média torna-se menor. Plantas menores são menos férteis, de modo que altas densidades causam o aumento das populações de plantas em uma velocidade mais lenta. A linha vermelha pontilhada em cada painel representa a massa seca média. Dados de Harper J. A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology* 1967; 55: 247-270.

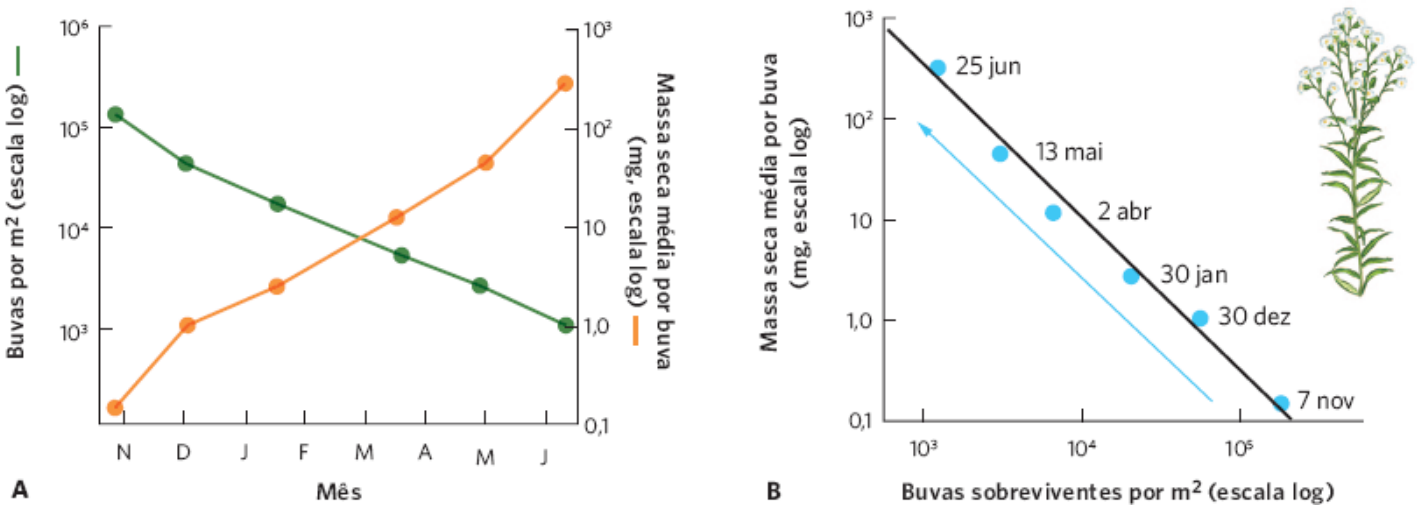


Figura 12.10 Curva de autoafinamento. Sementes de buva foram plantadas a uma densidade de 100.000 por m^2. **A.** Ao longo do tempo, o número de sobreviventes declinou em 100, enquanto a massa média das plantas sobreviventes aumentou em 1.000. **B.** Quando plotamos a densidade das plantas contra a sua massa média por planta em escalas logarítmicas, observamos que ela segue uma reta com uma inclinação de aproximadamente $-\frac{3}{2}$. Dados de Harper J. A Darwinian approach to plant ecology, *Journal of Ecology.* 1967; 55: 247-270.

DEPENDÊNCIA POSITIVA DA DENSIDADE

Enquanto a dependência negativa da densidade causa a diminuição do crescimento populacional à medida que a densidade aumenta, a dependência positiva da densidade faz o crescimento populacional aumentar à medida que a densidade aumenta. A dependência positiva da densidade geralmente ocorre quando as densidades populacionais são muito baixas, e pode ser causada por diversos mecanismos. Em alguns casos, uma densidade muito baixa dificulta o encontro de parceiros (ou, no caso de plantas florescentes, obtenção de pólen), o que pode reduzir o sucesso reprodutivo e frear o crescimento populacional. Densidades muito baixas também podem levar aos efeitos prejudiciais da endogamia, conforme discutido no Capítulo 4. Além disso, pode haver problemas com populações pequenas que, por acaso, apresentem proporções sexuais desiguais. Pequenas populações com uma baixa proporção de fêmeas podem sofrer baixas taxas de crescimento populacional. Finalmente, os indivíduos que vivem em populações menores podem enfrentar um risco mais alto de predação em comparação com aqueles que vivem em grandes populações, conforme discutimos no Capítulo 10. Em resumo, enquanto a dependência negativa da densidade reduz crescimento populacional devido à superpopulação, a densidade positiva reduz o crescimento populacional devido à escassez da população.

A dependência positiva da densidade foi demonstrada para uma grande diversidade de espécies. Muitas espécies de plantas, por exemplo, evitam os custos da endogamia por meio de diversos mecanismos que evitam a autofertilização. Elas dependem de receber pólen de outras plantas, mas isso pode ser difícil quando os indivíduos vivem em baixas densidades e estão amplamente dispersos em uma área. Em um estudo de primaveras (*Primula veris*), uma planta dos campos europeus, os pesquisadores estavam interessados em determinar por que muitas das populações menores estavam declinando. Quando observaram a reprodução em populações de diferentes tamanhos, descobriram que as populações com menos de 100 indivíduos produziam menos sementes por planta, como pode ser visto na Figura 12.11. Isso provavelmente ocorreu porque as pequenas populações não eram tão boas para atrair polinizadores, e as plantas receberam menos pólen.

Um estudo recente descobriu que a dependência positiva da densidade também ocorre em parasitas. Em 2012, pesquisadores relataram a reprodução do piolho-do-salmão (*Lepeophtheirus salmonis*), que se alimenta da pele do salmão. Para se reproduzir, os piolhos machos e fêmeas formam um casal. Pesquisadores na Colúmbia Britânica contaram o número de casais de piolhos em cada peixe e descobriram que a probabilidade de um indivíduo formar um par reprodutor estava positivamente correlacionada com o número de piolhos do sexo oposto. Os indivíduos que vivem em densidades baixas têm dificuldades para encontrar um parceiro e, portanto, os piolhos apresentaram uma dependência positiva da densidade.

Embora com frequência pensemos sobre as dependências positiva e negativa da densidade como fenômenos isolados, as populações podem ser reguladas por ambos os processos, como mostrado na Figura 12.12. À medida que passamos das densidades baixas para as intermediárias, os efeitos da dependência positiva desempenham um papel importante. O aumento da densidade proporciona mais indivíduos para a reprodução, e a taxa de crescimento da população pode aumentar. Acima de uma densidade intermediária, os recursos começam a se tornar limitantes e a dependência negativa começa a

desempenhar uma função. À medida que as densidades continuam a aumentar, a dependência negativa continua a retardar o crescimento populacional e, finalmente, a taxa de crescimento populacional cai para zero.

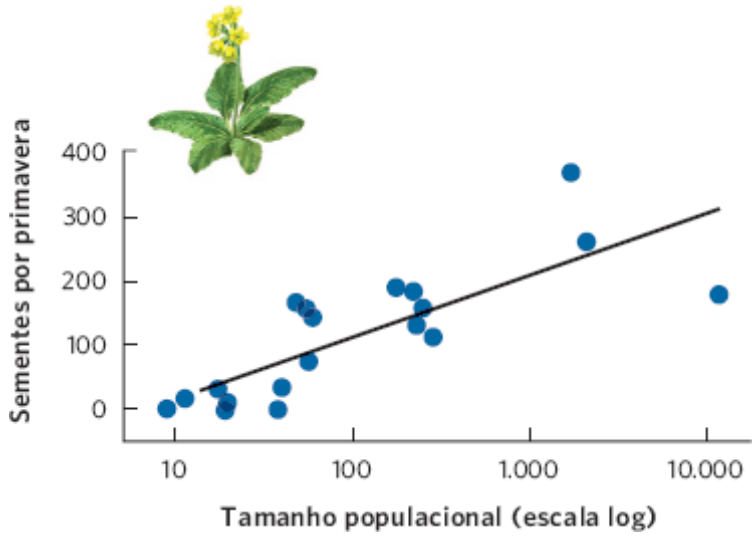


Figura 12.11 Dependência positiva da densidade em primaveras. Em baixas densidades, as plantas parecem ter um limite de polinização, o que as faz produzir menos sementes. Em densidades mais altas, cada planta produz muito mais sementes. Dados de Kéry M *et al*. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 2000; 88: 17-30.

Figura 12.12 Dependências positiva e negativa da densidade. Quando as populações são muito pequenas, um aumento na densidade pode causar aumento na taxa de crescimento *per capita* da população. Contudo, quando as populações são grandes e os recursos começam a escassear, aumentos adicionais na densidade podem causar diminuição na taxa de crescimento *per capita* da população.

É possível observar um exemplo da dinâmica entre os efeitos positivo e negativo da densidade no crescimento populacional em uma população de arenques (*Clupea harengus*) que desova perto da Islândia. Como pode ser observado na Figura 12.13, o arenque apresenta um baixo crescimento populacional em baixas densidades, um alto crescimento em densidades intermediárias e, em seguida, de volta a um baixo crescimento em densidades altas. A existência da dependência positiva da densidade na população de arenques preocupa os administradores de pesca, tendo em vista que ela indica que se o arenque fosse levado a baixas densidades pela pesca, seria difícil para a população recuperar-se novamente. De fato, as populações poderiam apresentar taxas de crescimento negativas e se extinguir. Felizmente, a maioria das populações de peixes não parece sofrer uma dependência positiva da densidade.

O estudo dos arenques destaca o porquê de aqueles que administram as populações na vida selvagem precisarem compreender a dependência positiva da densidade. Por exemplo, quando uma espécie cai para números muito baixos e desejamos melhorar seus números, as estratégias de manejo precisam considerar como evitar o endocruzamento e assegurar que cada fêmea possa encontrar um número suficiente de parceiros para fertilizar todos os seus ovos. O conceito de

dependência positiva da densidade também oferece uma oportunidade para os ecólogos ajudarem a controlar espécies de pragas indesejáveis. Por exemplo, diversas pragas de insetos têm sido controladas pela liberação de machos estéreis na população. Isso distorce a razão sexual e faz as fêmeas cruzarem com machos estéreis, reduzindo a taxa de crescimento na população da praga. Em outros casos, os pesquisadores simplesmente reduziram o tamanho de uma população indesejável até o ponto que os indivíduos têm dificuldade em encontrar parceiros.

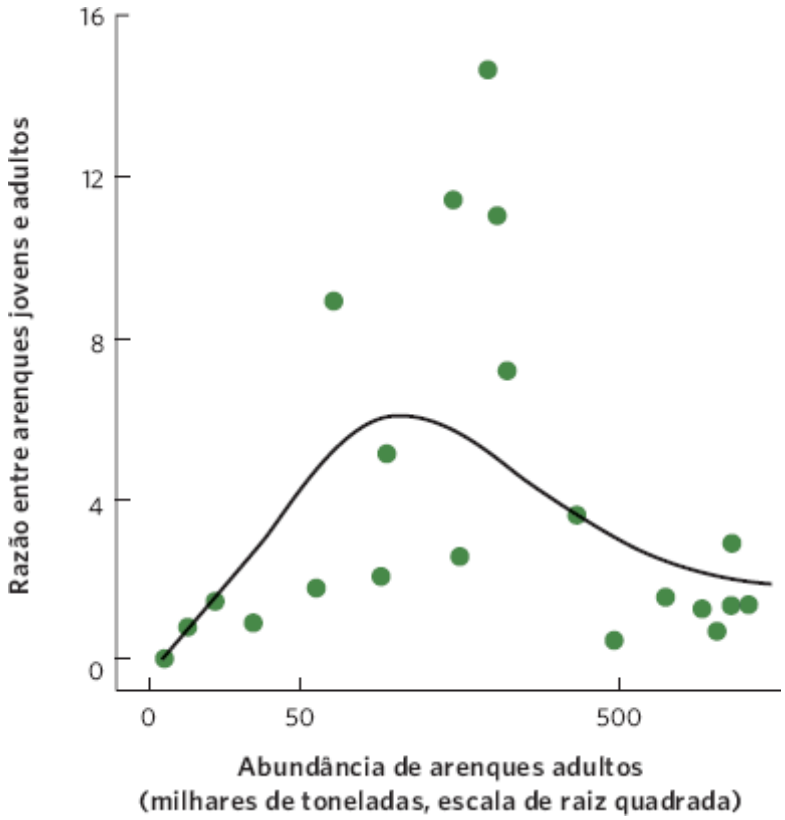


Figura 12.13 Dependências positiva e negativa da densidade no arenque. O crescimento populacional máximo é uma razão entre o número de peixes jovens e o número de peixes adultos. A taxa de crescimento máxima da população ocorre nas densidades intermediárias. Em densidades mais altas, existe uma dependência negativa da densidade. Em densidades mais baixas, existe uma dependência positiva. Dados de Myers RA *et al.* Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 1995; 269: 1106-1108.

MODELO DE CRESCIMENTO LOGÍSTICO

Embora ambas as dependências positiva e negativa da densidade ocorram na natureza, os efeitos da dependência negativa têm recebido muito mais atenção dos modeladores de população. Os pesquisadores desenvolveram modelos de crescimento populacional que imitam o comportamento de muitas populações naturais: rápido crescimento inicial seguido por crescimento mais lento à medida que as populações crescem em direção ao seu tamanho máximo. O tamanho máximo da população que pode ser suportado pelo ambiente é conhecido como a **capacidade de suporte** da população, indicada como ***K***.

Para modelar o crescimento lento das populações em altas densidades, utilizamos o **modelo de crescimento logístico**. Este é construído sobre o modelo de crescimento exponencial, mas adicionamos um termo entre parênteses que causa uma redução na taxa de crescimento à medida que a população se aproxima da sua capacidade de suporte:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Quando o número de indivíduos na população é pequeno em relação à capacidade de suporte, a fração $\frac{N}{K}$ está próxima de 0, e o termo dentro dos parênteses se aproxima de 1. Quando isso ocorre, a equação se torna quase idêntica ao modelo de crescimento exponencial. No entanto, quando o número de indivíduos na população se aproxima da capacidade de suporte, o termo dentro dos parênteses se aproxima de 0. Como resultado, a taxa de crescimento da população se aproxima de 0. Quando representamos em um gráfico o crescimento de uma população ao longo do tempo, usando a curva de crescimento logístico, obtemos uma *sigmoide*, ou **curva em formato de S**, mostrada na Figura 12.14. O ponto médio na curva, em que a população tem sua taxa de crescimento máxima (velocidade máxima de crescimento), é conhecido como **ponto de inflexão**. Acima do ponto de inflexão, a velocidade do crescimento da população se reduz.

Capacidade de suporte (*K*) O tamanho populacional máximo que pode ser suportado pelo ambiente.

Modelo de crescimento logístico Modelo de crescimento que descreve o crescimento lento das populações em altas densidades.

Curva em formato de S O formato da curva quando uma população é plotada em um gráfico em função do tempo, usando o modelo de crescimento logístico.

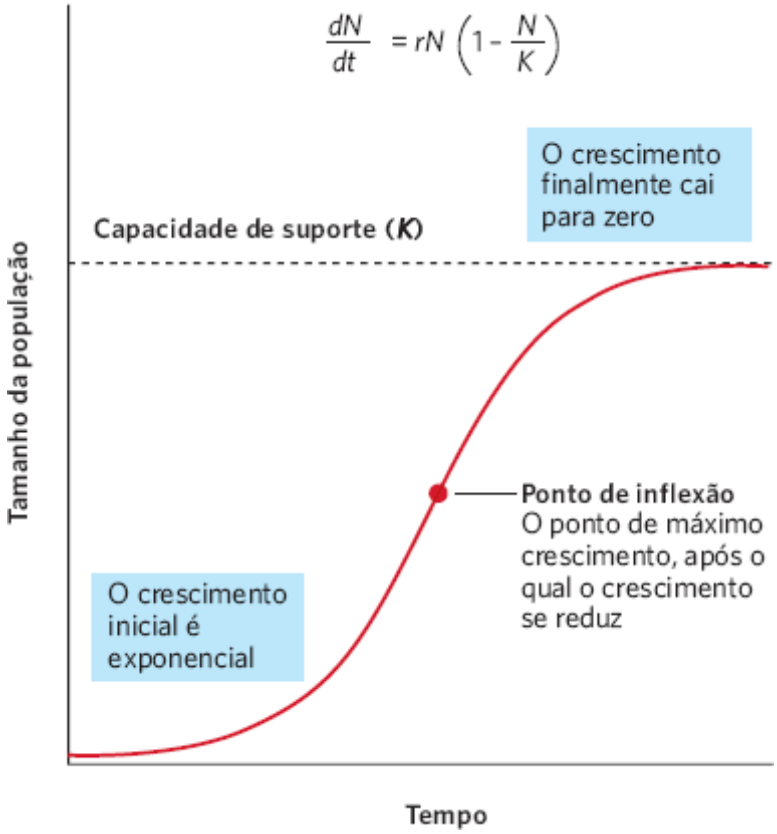


Figura 12.14 Modelo de crescimento logístico. Quando a população é pequena, o crescimento é exponencial. Quando a população é grande, o crescimento se reduz. O ponto de inflexão indica o ponto no qual a população apresenta a sua mais rápida taxa de crescimento. Acima dele, o crescimento passa a se reduzir. Quando a população alcança sua capacidade de suporte, *K*, o crescimento torna-se zero. Em consequência desse padrão de crescimento, o modelo de crescimento logístico é representado por uma curva em formato de S.

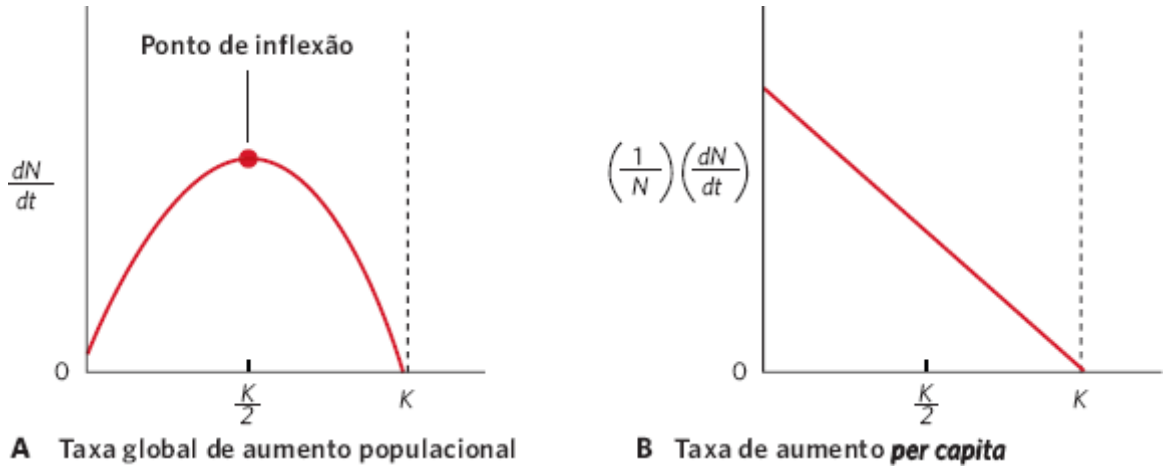


Figura 12.15 Efeito do tamanho da população sobre a taxa de crescimento global e sobre a taxa de crescimento per capita. **A.** À medida que as populações crescem de um número pequeno até a sua capacidade de suporte, a taxa de crescimento aumenta até o ponto de inflexão, após o qual ela diminui. **B.** Em uma base *per capita*, a taxa de aumento declina continuamente.

Ao examinar o efeito do tamanho da população sobre sua taxa de crescimento $\left(\frac{dN}{dt}\right)$, pode-se compreender melhor como o modelo de crescimento logístico se comporta. Como mostrado na Figura 12.15A, à medida que a população aumenta a partir de um tamanho muito pequeno, a taxa de aumento cresce porque o número de indivíduos reprodutores aumenta. Após alcançar metade da capacidade de suporte, que corresponde ao ponto de inflexão da curva S, a taxa de aumento começa a cair, porque cada indivíduo reprodutor está obtendo menos recursos.

Também podemos examinar o modo como o tamanho populacional afeta a taxa de crescimento em uma base *per capita*, que é:

$$\left(\frac{1}{N}\right)\left(\frac{dN}{dt}\right)$$

Como é possível ver na Figura 12.15B, os indivíduos na população sofrem uma redução contínua na sua capacidade de contribuir para o crescimento da população. Essas conclusões nos ajudam a compreender que a curva de crescimento logístico apresenta um rápido aumento inicial no crescimento em razão do número crescente de indivíduos na população, seguido de uma taxa decrescente de crescimento à medida que um número grande de indivíduos compartilha uma quantidade limitada de recursos *per capita*.

A equação logística descreve o crescimento de muitas populações. Um dos estudos clássicos foi conduzido pelo biólogo russo Georgyi Gause em 1934. Ele cultivou duas espécies de protistas – *Paramecium aurelia* e *Paramecium caudatum* – em tubos de ensaio, e adicionou uma quantidade fixa de alimento a cada dia. Ambas as espécies inicialmente apresentaram um crescimento exponencial que, em seguida, ficou mais lento até elas alcançarem sua capacidade de suporte. Como as duas espécies diferem de muitos modos, suas populações estabilizaram-se em diferentes capacidades de suporte, ilustradas pelas linhas azuis na Figura 12.16. Gause suspeitou que a causa desse tamanho de população máximo fosse a quantidade de alimento disponível. Para testar essa hipótese, ele conduziu novamente o experimento; no entanto, dessa vez, duplicou a quantidade de alimento. Conforme pode ser observado a partir da linha laranja em cada gráfico, as duas espécies novamente apresentaram um rápido crescimento inicial, seguido de um crescimento mais lento que, por fim, se estabilizou. Contudo, com o dobro de alimento disponível, as duas espécies se estabilizaram em tamanhos de população que tinham o dobro do tamanho do primeiro experimento. O experimento inicial confirmou que o crescimento logístico pode ocorrer em organismos reais e que o aumento da disponibilidade de um recurso limitante pode aumentar a capacidade de suporte de uma população.

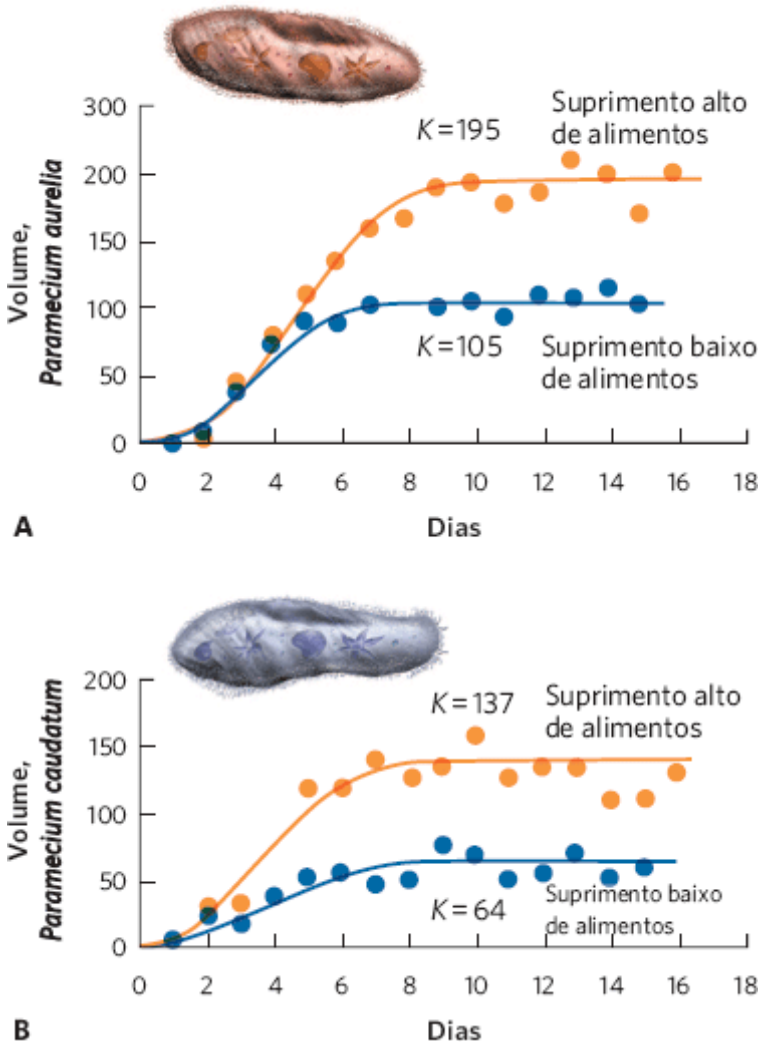


Figura 12.16 Crescimento logístico em duas espécies de Paramecium. **A.** Quando o *P. aurelia* foi cultivado sob baixo ou alto suprimento de alimentos, o tamanho populacional – medido em termos do volume total de células protistas – primeiramente cresceu de modo rápido e, em seguida, se tornou mais lento à medida que alcançou sua capacidade de suporte. Ao ser fornecido

o dobro de alimento, as espécies alcançaram um tamanho populacional que tinha o dobro do tamanho. **B.** Um padrão similar foi observado em relação a outra espécie de protista, *P. caudatum*. Dados de Gause G. *The Struggle for Existence* (Zoological Institute of the University of Moscow, 1934).

Ponto de inflexão O ponto em uma curva de crescimento sigmoide no qual a população alcança a sua taxa de crescimento máxima.

PREVISÃO DO CRESCIMENTO POPULACIONAL HUMANO COM A EQUAÇÃO LOGÍSTICA

O modelo de crescimento logístico foi desenvolvido pela primeira vez em 1838, pelo matemático belga Pierre François Verhulst. Ele havia lido o ensaio de 1798 de Thomas Malthus e buscou formular uma lei natural que regesse o crescimento das populações. Quase um século depois, em 1920, Raymond Pearl e Lowell Reed, de modo independente, desenvolveram o modelo de crescimento logístico quando examinaram o crescimento populacional humano nos EUA.

Utilizando dados de censo que são coletados a cada 10 anos, Pearl e Reed confirmaram a observação de Malthus de que a população nos EUA, a princípio, crescera exponencialmente de 1790 a 1910. Observaram, no entanto, que esse crescimento começou a cair em 1910, conforme ilustrado na Figura 12.17, e que a taxa de crescimento pareceu declinar com o tempo. Com base nesses dados, Pearl e Reed aplicaram sua equação de crescimento logístico aos dados do censo e previram que a população dos EUA, que era de 91 milhões em 1910, apresentava uma capacidade de suporte de 197 milhões. Contudo, eles foram cuidadosos ao observar que essa previsão dependia de a população sustentar-se apenas com a utilização do território dos EUA.

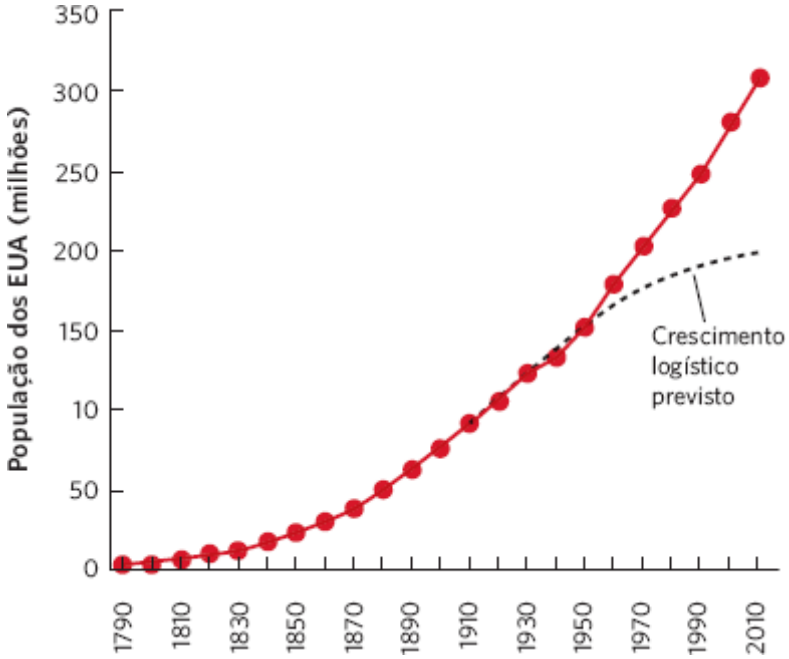


Figura 12.17 População humana em crescimento nos EUA. Um censo conduzido a cada 10 anos de 1790 a 1910 indicou que a população dos EUA continuava a crescer. No entanto, a taxa de aumento começou a declinar em 1910. Com base nesses dados, Pearl e Reed previram que a população chegaria a um máximo de 197 milhões de pessoas. Na realidade, a população dos EUA continuou a crescer. Dados de Pearl R, Reed LJ. On the rate of growth of the population of the United States since 1790/and its mathematical representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1920; 6: 275-288; e U.S. Census Bureau (http://2010.census.gov/2010census/data/apportionment-pop-text.php).

Conforme é possível ver na figura, a população dos EUA excedeu em muito essa previsão; em 2012, a população era superior a 310 milhões de pessoas. Há várias razões para isso. Um motivo importante é que os avanços tecnológicos possibilitaram que os fazendeiros nos EUA produzissem alimentos de modo muito mais eficiente. Além disso, uma quantidade substancial dos alimentos consumidos pela população dos EUA tem origem em outras regiões do mundo. Além dos aumentos nos alimentos disponíveis, houve melhoras importantes na saúde pública e no tratamento médico, que aumentaram substancialmente as taxas de sobrevivência, em particular para bebês e crianças. Finalmente, a equação logística não incorporava os milhões de imigrantes que chegaram aos EUA depois de 1910.

A taxa de crescimento populacional é influenciada pelas proporções de indivíduos em diferentes classes etárias, tamanho e história de vida

Em nossa discussão sobre os modelos populacionais até o momento, presumimos que todos os indivíduos na população apresentam uma taxa de crescimento intrínseco idêntica – isto é, eles têm as mesmas taxas de natalidade e mortalidade. Embora essa premissa seja útil para gerar modelos de crescimento populacional simples, sabemos que a sobrevivência e a fecundidade geralmente variam com a idade, o tamanho ou o estágio da história de vida de um indivíduo. Em termos de idade, os indivíduos não podem se reproduzir até que tenham alcançado a maturidade reprodutiva. A massa do indivíduo com frequência desempenha um papel importante na determinação de sua fecundidade, com os maiores apresentando uma fecundidade mais alta (ver Capítulo 8). Além disso, podemos considerar os diferentes estágios da história de vida – por exemplo, girinos apresentam baixa sobrevivência e ausência de fecundidade; enquanto, mais tarde, na forma de rãs, apresentem alta sobrevivência e alta fecundidade. Muitas plantas perenes alternam entre anos nos quais são reprodutoras e anos nos quais não são. Nesta seção, examinaremos como as alterações na sobrevivência e na fecundidade entre as diferentes classes de uma população afetam o crescimento populacional. Ao fazer isso, enfocaremos as classes etárias ao mesmo tempo que observaremos que os mesmos princípios se aplicam às classes de tamanho e às de história de vida.

ESTRUTURA ETÁRIA

A **estrutura etária** de uma população é a proporção de indivíduos que ocorre em diferentes classes etárias. Ela pode nos fornecer muitas informações a respeito do passado da população e seu potencial de crescimento futuro. Considere os diferentes padrões de estrutura etária entre as populações humanas em 2012 mostrados na Figura 12.18. Em tais figuras, conhecidas como *pirâmides populacionais*, observamos que as nações da Índia, dos EUA e da Alemanha apresentam, todas, declínio nos números de pessoas após os 50 anos de idade, em virtude da senescência. Cada uma, no entanto, apresenta um formato de pirâmide muito diferente abaixo dos 50 anos de idade. As pirâmides populacionais com bases largas refletem populações crescentes; as com lados retos, populações estáveis; e as com bases estreitas, populações em declínio.

Estrutura etária A proporção de indivíduos em uma população que ocorre em diferentes classes etárias.

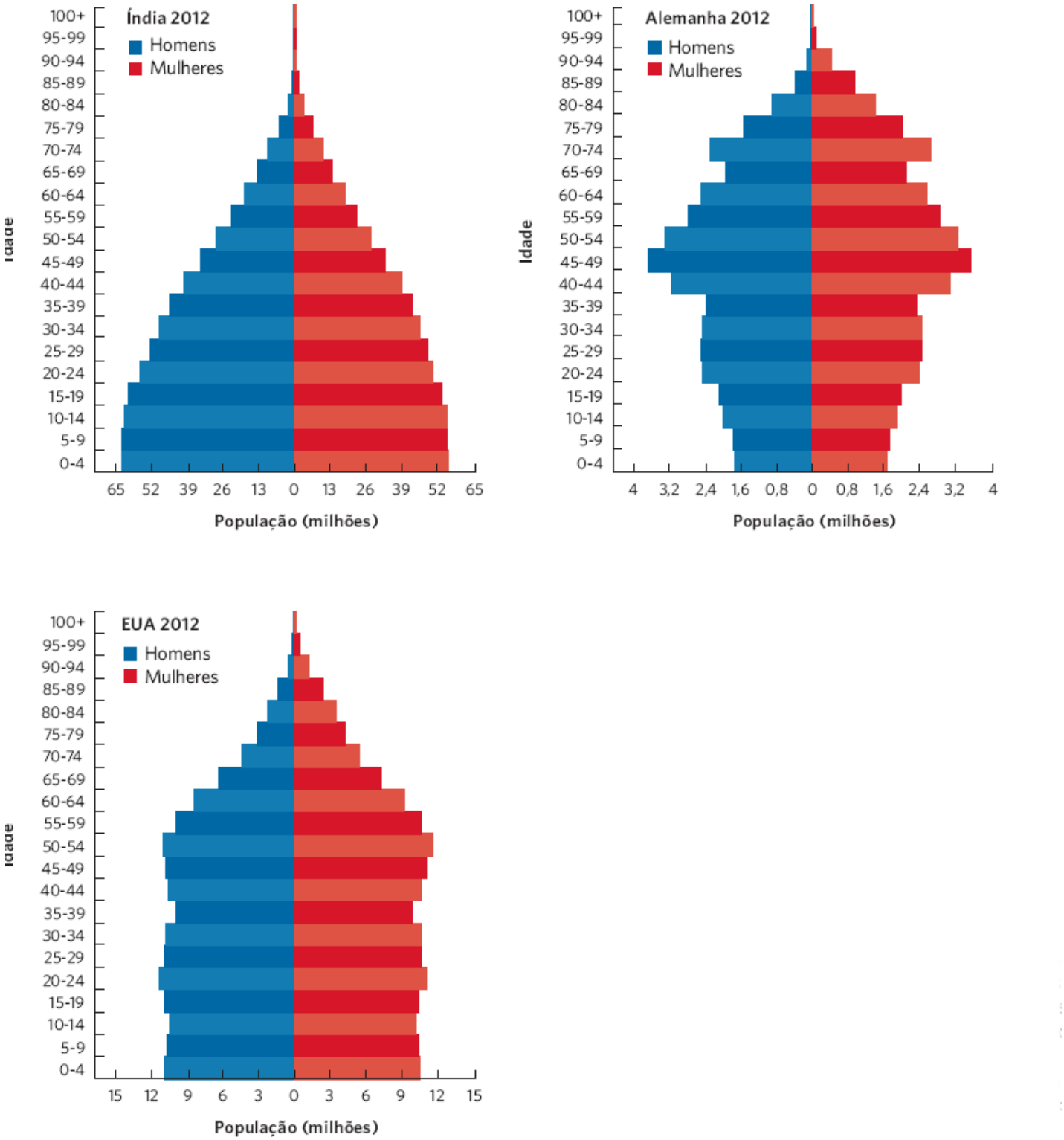


Figura 12.18 Estrutura etária em relação às populações humanas na Índia, nos EUA e na Alemanha, em 2012. A estrutura etária da Índia apresenta uma alta proporção de pessoas jovens, que indica uma população em crescimento. A estrutura etária dos EUA apresenta quantidades muito similares de pessoas de 0 a 50 anos de idade, o que indica uma população estável. A estrutura etária da Alemanha apresenta menos pessoas jovens que pessoas de meia-idade, uma indicação de que a sua população está declinando. Dados de http://www.census.gov/population/international/data/idb/informationGateway.php.

No caso da Índia, por exemplo, as pessoas nas classes etárias mais jovens superam muito aquelas nas classes etárias intermediárias. Se as classes etárias jovens tiverem boa nutrição e cuidados de saúde, sobreviverão bem e, daqui a duas décadas, o número de indivíduos reprodutores será muito maior do que é atualmente, o que causará o crescimento da população.

Podemos confrontar isso com a pirâmide populacional dos EUA. O número de pessoas nas classes etárias jovens é muito similar ao das classes etárias intermediárias. Nesse caso, preveríamos que daqui a duas décadas teríamos um número semelhante de indivíduos reprodutores, e assim a população permaneceria relativamente estável.

O outro extremo é representado pela Alemanha, onde as atuais classes etárias reprodutivas sofreram uma redução na reprodução, de modo que o número de pessoas nas classes etárias mais jovens é inferior ao das classes intermediárias. Se

projetássemos para duas décadas à frente, preveríamos que haveria menos indivíduos reprodutores no futuro e, em consequência, a população na Alemanha deveria declinar.

CURVAS DE SOBREVIVÊNCIA TOTAL*

Para compreender as diferenças na sobrevivência entre as diferentes classes etárias, podemos plotar a sobrevivência em função do tempo, conforme ilustrado na Figura 12.19. Por meio dessa técnica, descobrimos que as espécies podem ser classificadas de acordo com as curvas de sobrevivência total do tipo I, II ou III. Uma curva de sobrevivência total do tipo I representa uma população que sofre muito pouca mortalidade no início da vida e alta mortalidade posteriormente na vida. Exemplos incluem humanos, elefantes e baleias. Uma curva de sobrevivência total do tipo II ocorre quando uma população sofre uma mortalidade relativamente constante por toda a vida. Os organismos com curvas do tipo II incluem esquilos, corais e algumas espécies de aves canoras. Uma curva de sobrevivência total do tipo III representa uma população com alta mortalidade no início da vida e alta sobrevivência posteriormente na vida. Esse é um padrão comum em muitas espécies de insetos e plantas como o dente-de-leão e o carvalho, que produzem centenas ou milhares de sementes. Na realidade, a maioria das populações tem curvas de sobrevivência total com características dos tipos I e III, com alta mortalidade no início da vida ou posteriormente.

TÁBUAS DE VIDA

Tendo em vista que ambas as taxas de natalidade e mortalidade podem diferir entre as classes etárias, de tamanho e de história de vida, é necessário que haja uma maneira de incorporar essas informações nas estimativas das taxas de crescimento populacional. Se pudermos encontrar um modo de fazer isso, poderemos prever melhor como uma população irá mudar de tamanho ao longo do tempo, o que pode ser importante para o manejo das populações consumidas pelos humanos, das que queremos conservar e das populações de pragas que queremos controlar. É possível alcançar esse objetivo se conhecermos as proporções de indivíduos nas diferentes classes e as taxas de natalidade e mortalidade de cada classe etária. Coletivamente, esses dados podem nos informar se uma população deve aumentar, diminuir ou permanecer inalterada.

Para determinar como as classes etárias, de tamanho ou de história de vida afetam o crescimento de uma população, os ecólogos usam *tábuas de vida*. As **tábuas de vida** contêm dados de sobrevivência e fecundidade específicos das classes, que nos ajudam a compreender e prever o crescimento da população. Como pode ser difícil assegurar a paternidade em muitas espécies, as tábuas de vida tipicamente têm por base as fêmeas, e a fecundidade é definida como o número de filhotes fêmeas por fêmea reprodutora. Em relação a algumas populações com proporções sexuais altamente distorcidas, ou sistemas de acasalamento incomuns (ver Capítulo 9), a utilização apenas de fêmeas pode causar problemas; no entanto, na maioria dos casos, as tábuas de vida com base nas fêmeas proporcionam um modelo útil do crescimento populacional.

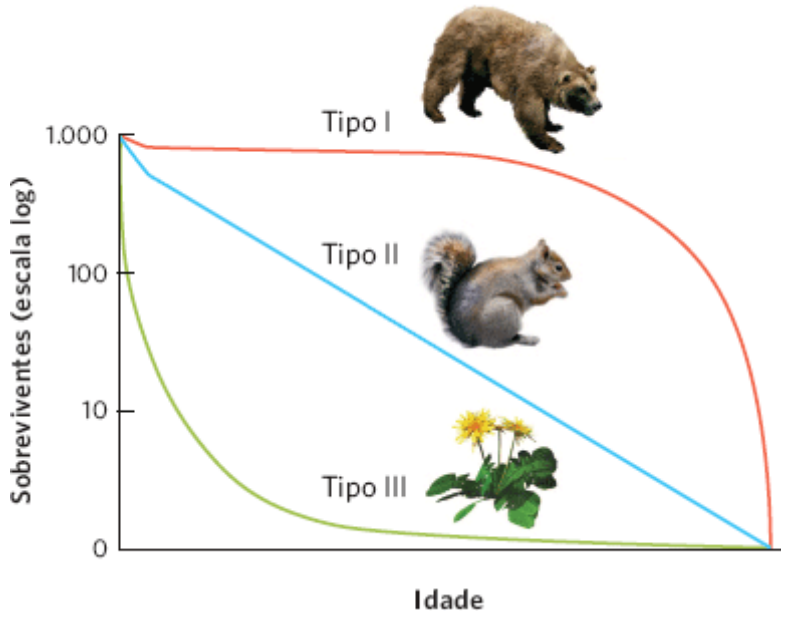


Figura 12.19 Curvas de sobrevivência total. Os indivíduos com uma curva do tipo I apresentam alta sobrevivência até mais tarde na vida. Indivíduos com uma curva do tipo II apresentam um declínio contínuo na sobrevivência durante toda a vida. Indivíduos com uma curva do tipo III apresentam baixa sobrevivência quando jovens e alta até mais tarde na vida.

Para compreender como os ecólogos usam as tábuas de vida, consideraremos uma população hipotética composta por 100 indivíduos distribuídos em diferentes classes etárias, conforme ilustrado na Tabela 12.1. Na tabela, as classes etárias

são indicadas por x e o número de indivíduos em cada classe é indicado por n_x. O valor de n_x representa o número de indivíduos presentes imediatamente após a população ter se reproduzido. Na tabela, a taxa de sobrevivência de uma classe etária para a seguinte está denotada por s_x (considere "s" como inicial de "sobrevivência"). Em nosso exemplo, a coluna rotulada de s_x indica que o novo filhote tem uma taxa de sobrevivência de 50%; aqueles de 1 ano de idade, de 80%; de 2 anos, de 50%; e nenhum de 3 anos sobrevive até os 4 anos de idade. A fecundidade de cada classe etária é denotada por b_x ("b", de *birth* [em inglês] – nascimento). Na tabela, a coluna marcada como b_x indica que um novo filhote não pode se reproduzir, mas cada indivíduo com 1 ano de idade pode produzir 1 filhote; com 2 anos, pode produzir 3 filhotes; e com 3 anos, 2 filhotes.

Tabela 12.1 População hipotética de 100 indivíduos com taxas de sobrevivência e fecundidade específicas para a idade.

IDADE (x)	NÚMERO DE INDIVÍDUOS (n_x)	TAXA DESOBREVIVÊNCIA (s_x)	FECUNDIDADE (b_x)
0	20	0,5	0
1	10	0,8	1
2	40	0,5	3
3	30	0,0	2
4	0	—	—
Total	100		

Tábuas de vida Tabelas que contêm dados da sobrevivência e fecundidade específicos das classes.

Tabela 12.2 Número de sobreviventes e novos filhotes após 1 ano para a população hipotética da Tabela 12.1.

IDADE (x)	NÚMERO DE INDIVÍDUOS (n_x)	TAXA DE SOBREVIVÊNCIA (s_x)	NÚMERO SOBREVIVENTE NA PRÓXIMA CLASSE ETÁRIA (n_x) × (s_x)	FECUNDIDADE (b_x)	NÚMERO DE FILHOTES PRODUZIDOS (n_x) × (s_x) × (b_x)	CENSO DA POPULAÇÃO 1 ANO DEPOIS
0	20 ×	0,5 =		0	0	74
1	10	0,8	10 ×	1 =	10	10
2	40	0,5	8	3	24	8
3	30	0,0	20	2	40	20
4	0		0			0
Total	$N_0 = 100$		38	+	74 =	$N_1 = 112$

Os dados nessa tábua de vida possibilitam calcular o tamanho esperado da população após 1 ano. A Tabela 12.2 nos mostra os cálculos para a população da Tabela 12.1. Para calcular o número de indivíduos que sobrevivem até a próxima classe etária, multiplicamos o número de indivíduos na classe pela taxa de sobrevivência anual daquela classe, como mostrado na região sombreada em vermelho da tabela. Por exemplo, se iniciarmos com indivíduos de 0 ano de idade e a sua taxa de sobrevivência for 50%, em seguida, podemos calcular o número de indivíduos de 1 ano de idade que teremos no próximo ano:

Número sobrevivente até a próxima classe etária = (n_x) × (s_x)

Número sobrevivente até a próxima classe etária = 20 × 0,5

Número sobrevivente até a próxima classe etária = 10

Para determinar o número de novos filhotes que serão produzidos no próximo ano, multiplicamos o número de indivíduos que sobrevivem até a próxima classe etária (conforme mostrado na região sombreada em laranja) pela fecundidade daquela classe etária. Por exemplo, se 10 indivíduos sobreviverem até 1 ano de idade, e cada um desses puder

produzir um filhote, então podemos calcular o número de novos filhotes que essa classe produzirá, como mostrado na região sombreada em amarelo da tabela:

Número de novos filhotes produzidos = $(n_x) \times (s_x) \times (b_x)$

Número de novos filhotes produzidos = $20 \times 0{,}5 \times 1$

Número de novos filhotes produzidos = 10

Se fizermos esses cálculos para cada classe etária, observaremos que, no próximo ano, teremos um total de 74 novos filhotes. Além disso, teremos 10 indivíduos que agora têm 1 ano de idade, 24 indivíduos com 2 anos e 40 indivíduos com 3 anos. Um resumo disso pode ser observado na Tabela 12.3.

Quando somamos todas as classes etárias, descobrimos que essas taxas de sobrevivência e fecundidade fizeram a população crescer de um total de 100 para 112 indivíduos em 1 ano. Como resultado, a taxa de crescimento geométrico da população é

$$\lambda = \frac{N_1}{N_0} = \frac{112}{100} = 1{,}12$$

Podemos continuar esses cálculos para estimar o tamanho da população por muitos anos no futuro. Na Tabela 12.4, por exemplo, é possível ver os resultados dos mesmos cálculos para 8 anos no futuro. Além disso, pode-se continuar a calcular a taxa de crescimento geométrico da população para cada ano. Se examinarmos esses valores de λ, podemos observar que, inicialmente, eles flutuam muito entre 1,05 e 1,69. Contudo, à medida que os anos passam, os valores de λ se estabilizam em 1,49. Assumindo que a sobrevivência e a fecundidade de cada classe permaneçam constantes no tempo, λ se estabilizará em um valor específico, assim como a proporção de indivíduos em cada classe etária. Quando a estrutura de uma população não muda com o tempo, dizemos que ela apresenta uma **distribuição etária estável**. Se as taxas de sobrevivência e fecundidade mudassem com o tempo, o valor de λ e a proporção de indivíduos em cada classe etária também seriam alterados.

Tabela 12.3 Tamanho populacional inicial e 1 ano depois com base na população hipotética da Tabela 12.1.

IDADE (x)	NÚMERO DEINDIVÍDUOS (n_x)	NÚMERO DE INDIVÍDUOS 1 ANO DEPOIS ($n_x + 1$)
0	20	74
1	10	10
2	40	8
3	30	20
4	0	0
Total	$N_0 = 100$	$N_1 = 112$

Distribuição etária estável Quando a estrutura etária de uma população não muda com o tempo.

Tabela 12.4 Projeção do crescimento populacional por 8 anos com base na população hipotética da Tabela 12.1.

	ANO 0	ANO 1	ANO 2	ANO 3	ANO 4	ANO 5	ANO 6	ANO 7	ANO 8
n_0	20	74	69	132	175	274	399	599	899
n_1	10	10	37	34	61	87	137	199	299

n_2	40	8	8	30	28	53	70	110	160
n_3	30	20	4	4	15	14	26	35	55
N	**100**	**112**	**118**	**200**	**279**	**428**	**632**	**943**	**1.403**
λ	1,12	1,05	1,69	1,40	1,53	1,48	1,49	1,49	

Cálculo da sobrevivência total

Examinamos as tábuas de vida usando a taxa de sobrevivência (s_x) de uma classe etária para a seguinte. Outra medida útil da sobrevivência é a probabilidade de sobreviver desde o nascimento até uma determinada classe etária posterior, o que denominamos "sobrevivência total"* e denotamos como l_x (do inglês, *living* – vivo). A sobrevivência total na primeira classe etária é sempre definida como 1, visto que todos os indivíduos na população estão inicialmente vivos. A sobrevivência total em qualquer classe etária é o produto da sobrevivência total do ano anterior pela taxa de sobrevivência respectiva. Por exemplo, a sobrevivência total para o segundo ano é calculada como

$$l_2 = l_1 s_1$$

e a sobrevivência total para o terceiro ano é calculada como

$$l_3 = l_2 s_2$$

As sobrevivências totais calculadas em nossa população hipotética são mostradas na Tabela 12.5.

Tabela 12.5 Cálculo da sobrevivência total (l_x) da população hipotética da Tabela 12.1.

IDADE (x)	NÚMERO DE INDIVÍDUOS (n_x)	TAXA DE SOBREVIVÊNCIA (s_x)	SOBREVIVÊNCIA TOTAL (l_x)
0	20	0,5	1,0
1	10	0,8	0,5
2	40	0,5	0,4
3	30	0,0	0,2
4	0	—	0,0
Total	100		

Cálculo da taxa de reprodução líquida

A **taxa de reprodução líquida** é o número total esperado de filhotes fêmeas que uma fêmea média produzirá ao longo de sua vida. Se esse valor for superior a 1, então cada fêmea substitui-se mais do que na população, e a população crescerá. A taxa de reprodução líquida, denominada R_0, é calculada em duas etapas. Primeiramente, multiplicamos a probabilidade de viver de cada uma das classes etárias (l_x) pela fecundidade das respectivas classes (b_x). Em segundo lugar, somamos esses produtos, conforme mostrado na equação a seguir

$$R_0 = \sum l_x b_x$$

Um exemplo é mostrado na Tabela 12.6 para nossa população hipotética. Nesse caso, a taxa de reprodução líquida é 2,1, o que significa que cada fêmea está produzindo 2,1 filhas em média, de modo que a população irá crescer.

Cálculo do tempo de geração

Também podemos utilizar as tábuas de vida para calcular o **tempo de geração (*T*)** de uma população, que é o tempo médio entre o nascimento de um indivíduo e o de seus filhotes. Para calcular o tempo de geração, é necessário realizar três conjuntos de cálculos, conforme mostrado na Tabela 12.7. Primeiramente, em cada classe etária, multiplicamos a idade (x), a sobrevivência total (l_x) e a fecundidade (b_x). Em seguida, somamos esses produtos. Isso nos fornece o número esperado de nascimentos para uma fêmea, ponderado pelas idades nas quais ela produz filhotes.

Taxa de reprodução líquida O número total de filhotes fêmeas que se espera que uma fêmea média produza ao longo de sua vida.

Tempo de geração (T) O tempo médio entre o nascimento de um indivíduo e o nascimento de seus filhotes.

Tabela 12.6 Cálculo da taxa de reprodução líquida com base na população hipotética da Tabela 12.1.

IDADE (x)	TAXA DE SOBREVIVÊNCIA (s_x)	SOBREVIVÊNCIA TOTAL (l_x)	FECUNDIDADE (b_x)	$(l_x) \times (b_x)$
0	0,5	1,0	0	
1	0,8	0,5	1	0,5
2	0,5	0,4	3	1,2
3	0,0	0,2	2	0,4
4	—	0,0	—	0,0
Taxa de reprodução líquida $(R_0) = \sum l_x b_x = 2,1$				

Tabela 12.7 Cálculo do tempo de geração T da população hipotética da Tabela 12.1.

IDADE (x)	TAXA DE SOBREVIVÊNCIA (s_x)	SOBREVIVÊNCIA TOTAL (l_x)	FECUNDIDADE (b_x)	$(l_x) \times (b_x)$	$(x) \times (l_x) \times (b_x)$
0	0,5	1,0	0		0,0
1	0,8	0,5	1	0,5	0,5
2	0,5	0,4	3	1,2	2,4
3	0,0	0,2	2	0,4	1,2
4	—	0,0	—	0,0	0,0
Taxa de reprodução líquida			$(R_0) = \sum l_x b_x = 2,1$	$\sum x l_x b_x = 4,1$	

Com a utilização desses cálculos, agora é possível calcular o tempo de geração como

$$T = \frac{\Sigma x l_x b_x}{\Sigma l_x b_x}$$

$$T = \frac{4,1}{2,1}$$

$$T = 1,95 \text{ anos}$$

Isso nos informa que, em nossa população hipotética, o tempo médio entre o nascimento de um indivíduo e o de seus filhotes é em torno de 2 anos.

Cálculo da taxa de aumento intrínseco

É possível fazer conexões entre as tábuas de vida e nossos modelos de crescimento populacional anteriores ao utilizar os dados das tábuas de vida para estimar a taxa de aumento intrínseco da população (l ou r). Quando uma taxa de aumento intrínseco é estimada a partir de uma tábua de vida, assumimos que a tábua de vida apresenta uma distribuição etária estável. No entanto, distribuições etárias estáveis raramente ocorrem na natureza, visto que o ambiente varia de ano para ano em modos que podem afetar a sobrevivência e a fecundidade. Em consequência, qualquer aproximação de λ ou r fica necessariamente restrita ao conjunto de condições ambientais nas quais a população vive. Existem equações complicadas para estimar λ e r; contudo, podemos fornecer estimativas próximas, denotadas por λ_a e r_a (em que a letra "a" indica uma aproximação), com base nas nossas estimativas da taxa reprodutiva líquida (R_0) e do tempo de geração (T)

$$\lambda_a = R_0^{\frac{1}{T}}$$

que, tendo em vista nossos cálculos anteriores, é simplificada para

$$\lambda_a = 2{,}1^{\frac{1}{1{,}95}}$$
$$\lambda_a = 1{,}46$$

Observe que esse valor de 1,46 está próximo do nosso λ observado de aproximadamente 1,49 após a população ter alcançado uma distribuição etária estável (ver Tabela 12.3). Se quiséssemos calcular r_a, isso seria possível com a utilização da equação a seguir

$$r_a = \frac{\log_e R_o}{T}$$
$$r_a = \frac{\log_e 2{,}1}{1{,}95}$$
$$r_a = 0{,}38$$

É possível notar que a taxa de aumento intrínseco de uma população depende tanto da taxa reprodutiva líquida (R_0) quanto do tempo de geração (T). Uma população cresce quando R_0 excede 1, que é o nível de substituição da reprodução para uma população. Contrariamente, uma população declina quando $R_0 < 1$. A taxa na qual uma população pode ser alterada aumenta com tempos de geração mais curtos.

COLETA DE DADOS PARA AS TÁBUAS DE VIDA

Para determinar a estrutura etária de uma população e prever seu crescimento futuro, é necessário coletar dados ou organismos de diferentes idades. Esse objetivo pode ser alcançado construindo-se uma *tábua de vida de coorte* ou *tábua de vida estática.* Uma **tábua de vida de coorte** acompanha um grupo de indivíduos nascidos ao mesmo tempo, desde o nascimento até a morte do último indivíduo. Por outro lado, uma **tábua de vida estática** quantifica a sobrevivência e a fecundidade de todos os indivíduos em uma população durante um único intervalo de tempo. Conforme veremos, os dois tipos de tábuas são utilizados em diferentes situações e apresentam diferentes vantagens e desvantagens.

Tábuas de vida de coorte

As tábuas de vida de coorte são de aplicação imediata às populações de plantas e animais sésseis, nas quais animais marcados podem ser rastreados continuamente ao longo de toda a sua vida. A tábua de vida de coorte não funciona bem para as espécies altamente móveis ou aquelas com duração de vida muito longa, como as árvores. Um dos problemas na utilização de uma tábua de vida de coorte é que uma mudança no ambiente durante 1 ano pode afetar a sobrevivência e a fecundidade da coorte naquele ano. Isso dificulta separar os efeitos da idade daqueles causados pelas mudanças ambientais. Por exemplo, imagine que você marca uma população de plantas que vive por diversos anos. No entanto, no meio de sua vida, a população sofre uma seca severa, o que causa reduções bruscas na sobrevivência e na fecundidade. O ano seguinte é úmido, o que causa alta sobrevivência e fecundidade. Quando você constrói a tábua de vida, não consegue determinar se as

alterações específicas da idade na sobrevivência e na fecundidade foram decorrentes de uma mudança na idade ou no ambiente.

Tábua de vida de coorte Uma tábua de vida que acompanha um grupo de indivíduos nascidos ao mesmo tempo do nascimento até a morte do último indivíduo.

Tábua de vida estática Uma tábua de vida que quantifica a sobrevivência e a fecundidade de todos os indivíduos em uma população durante um único intervalo de tempo.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Cálculo dos valoresda tábua de vida

Os dados da tábua de vida são coletados para muitas espécies diferentes. Por exemplo, durante uma década, um grupo de pesquisadores acompanhou uma população de esquilos-cinzentos (*Sciurus carolinensis*) na Carolina do Norte, para quantificar a sobrevivência e a fecundidade dos esquilos. A seguir, está a tabela da sobrevivência e da fecundidade específicas da idade.

EXERCÍCIO Com a utilização dos dados da tabela, calcule a sobrevivência (l_x), a taxa reprodutiva líquida (R_0), o tempo de geração (T) e a taxa de aumento intrínseco (I).

TÁBUA DE VIDA DO ESQUILO-CINZENTO

(x)	(n_x)	(l_x)	(b_x)	$(l_x) \times (b_x)$	$(x) \times (l_x) \times (b_x)$
0	530	1,000	0,05		
1	134	0,253	1,28		
2	56	0,116	2,28		
3	39	0,089	2,28		
4	23	0,058	2,28		
5	12	0,039	2,28		
6	5	0,025	2,28		
7	2	0,022	2,28		

FONTE: Dados de Barkalow FS *et al*. The vital statistics of an unexploited gray squirrel population. *Journal of Wildlife Management* 1970; 34: 489-500.

Um exemplo excelente de uma tábua de vida de coorte vem de Peter e Rosemary Grant, que estudaram diversas espécies de tentilhões-de-solo nas ilhas Galápagos, ao largo da costa do Equador. Na pequena ilha de Daphne Maior, os Grants conseguiram capturar todas as aves da ilha e marcá-las com anilhas plásticas coloridas nas pernas. Como essa ilha está muito isolada, poucas aves deixaram ou chegaram à ilha vindas de outro local. Com a utilização de 210 tentilhões-de-cactos (*Geospiza scandens*) que se emplumaram em 1978, os pesquisadores construíram uma tábua de vida de coorte para a população. Na Figura 12.20, podemos observar as taxas de sobrevivência anual para essas aves. Assim como é o caso para muitas espécies, a taxa de sobrevivência foi baixa no primeiro ano da população e em seguida permaneceu alta por diversos anos subsequentes. Contudo, a sobrevivência foi muito variável durante toda a vida das aves. Essa variação na sobrevivência reflete a variação no ambiente em virtude de alterações climáticas durante os anos de El Niño (ver Capítulo 5). Como os anos de El Niño são úmidos, a vegetação produz alimento abundante para os tentilhões, o que causa alta sobrevivência. Aos anos de El Niño seguem-se períodos de diversos anos secos. Durante esse período, o alimento se torna

escasso para os tentilhões, causando baixa sobrevivência. Esses dados enfatizam uma desvantagem das tábuas de vida de coorte. Conforme mencionado anteriormente, é difícil determinar se a baixa sobrevivência em uma idade específica é decorrente da idade dos indivíduos ou das condições ambientais daquele ano.

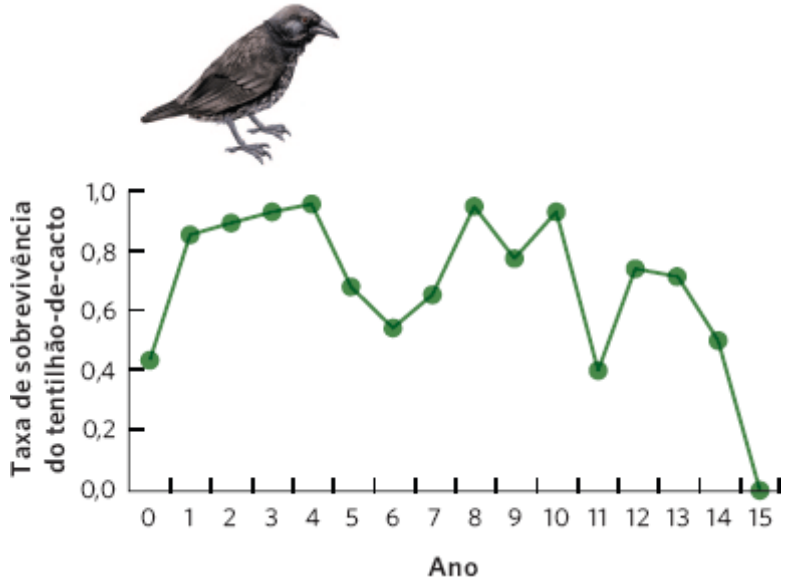


Figura 12.20 Taxa de sobrevivência anual dos tentilhões-de-cactos. Usando uma coorte de tentilhões-de-cactos, pesquisadores puderam calcular a sobrevivência anual durante um período de 15 anos. Dados de Grant PR, Grant BR. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's finches. *Ecology* 1992; 73: 766-784.

Tábuas de vida estáticas

A utilização de uma tábua de vida estática evita muitos dos problemas da tábua de vida de coorte. Ao considerar a sobrevivência e a fecundidade dos indivíduos de todas as idades durante um único intervalo de tempo, as diferenças entre as classes etárias são quantificadas sob as mesmas condições ambientais, de modo que idade não é confundida com tempo. Além disso, as tábuas de vida estáticas possibilitam que observemos a sobrevivência e a fecundidade de todos os indivíduos durante um momento no tempo, o que significa que podemos examinar as espécies altamente móveis, bem como as espécies que apresentam durações de vida longas.

Para construir uma tábua de vida estática, devemos ser capazes de determinar a idade de todos os indivíduos, tendo em vista que não os marcamos ao nascimento. Para tanto, encontram-se disponíveis diversas técnicas. Por exemplo, é possível contar os anéis de crescimento anual nos troncos das árvores, nos dentes dos mamíferos e nos ossos do ouvido dos peixes. Uma importante preocupação ao utilizar as tábuas de vida estáticas é que os dados específicos da idade sobre a sobrevivência e a fecundidade aplicam-se somente às condições ambientais que existiam na ocasião em que os dados foram coletados. Tendo em vista que a tábua de vida pode não ser representativa dos anos nos quais as condições ambientais são bastante diferentes, é útil construir tábuas de vida estáticas para diversos anos para avaliar o quanto a variação ambiental afeta o crescimento populacional previsto.

Um estudo clássico que utilizou uma tábua de vida estática foi conduzido por Olaus Murie, que examinou a sobrevivência do carneiro-montanhês-de-dall (*Ovis dalli*) em um local no Alasca durante a década de 1930. Murie sabia que os chifres do carneiro continham anéis de crescimento anual, que podiam ser utilizados para determinar sua idade. Ele também sabia que não era viável o acompanhamento de uma coorte de carneiros altamente móveis por 15 anos no Alasca, de modo que adotou uma abordagem estática ao conduzir uma pesquisa de todos os esqueletos de carneiros na área. Ele encontrou um total de 608 esqueletos de carneiros que haviam morrido nos últimos anos e atribuiu uma idade a cada indivíduo com base em seus chifres. Com a utilização dessas estimativas, determinou quantos dos 608 carneiros originais morreram em cada classe etária. Seus resultados, representados na Figura 12.21, mostram uma baixa taxa de sobrevivência durante o primeiro ano, seguida por alta sobrevivência durante os próximos 7 anos. Após os 7 anos de idade, a taxa de sobrevivência anual começou a cair, com exceção dos carneiros de 12 anos de idade. No entanto, apenas quatro animais chegaram aos 12 anos, o que nos fornece uma estimativa pobre da taxa de sobrevivência típica para carneiros de 12 anos. Tendo em vista que esses dados foram obtidos a partir dos esqueletos de carneiros que presumivelmente haviam morrido ao longo de um período relativamente curto, não notamos a grande variação na taxa de sobrevivência observada na tábua de vida de coorte do tentilhão-de-cacto.

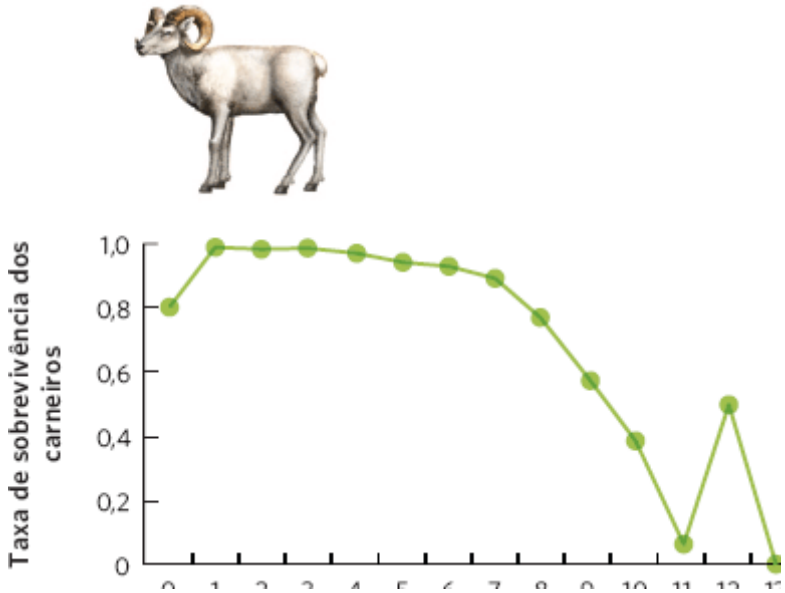


Figura 12.21 Tábua de vida estática e curva da taxa de sobrevivência para carneiros-de-dall. Utilizando as idades de esqueletos de carneiros-de-dall encontrados no Alasca, pesquisadores calcularam a sobrevivência e a sobrevivência total de diferentes classes etárias. Quando plotados, esses dados mostram que a taxa de sobrevivência dos carneiros permanece bastante alta para os sete primeiros anos e, em seguida, declina rapidamente. Havia apenas quatro animais na classe etária de 12 anos de idade, e isso resultou em uma estimativa alta e não confiável da taxa de sobrevivência. Com base nos dados de Murie O. *The Wolves of Mt. McKinley* (U.S. Department of the Interior, National Park Service, Fauna Series No. 5, Washington, D.C., 1944), conforme citado por Deevey ES, Jr. Life tables of natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology* 1947; 22: 223-314.

Ao longo deste capítulo, examinamos como os ecólogos utilizam a sua compreensão sobre as populações para desenvolver modelos matemáticos que imitam os padrões naturais de crescimento populacional. Embora as populações comumente cresçam de modo rápido em baixas densidades, elas se tornam limitadas à medida que se tornam maiores. Os modelos populacionais mais simples são úteis como uma primeira aproximação, mas não são suficientes em relação à maioria das espécies que apresentam taxas de sobrevivência e fecundidade que variam conforme a idade, o tamanho ou o estágio da história de vida. A utilização de tábuas de vida ajuda a incorporar essa complexidade. Conforme veremos adiante, em "Ecologia hoje | Correlação dos conceitos", a análise das tábuas de vida pode ser muito útil para estabelecer prioridades em relação às estratégias de manejo para salvar espécies da extinção.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

SALVAMENTO DAS TARTARUGAS MARINHAS

Tartarugas marinhas. Os modelos populacionais identificaram os estágios na vida que necessitam de mais proteção para possibilitar que as populações de tartarugas se recuperem. Esses modelos são relevantes para todas as espécies de tartarugas marinhas, incluindo esta tartaruga-verde (*Chelonia mydas*) na costa do Havaí. Fotografia de Masa Ushioda/Image Quest Marine.

Sob a cobertura da escuridão, as nadadoras chegam à costa. Após passarem 1 ano no oceano, as tartarugas marinhas fêmeas arrastam-se até a costa e cavam um ninho para pôr seus ovos. Após aproximadamente 2 meses, esses ovos eclodirão e os filhotes se arrastarão em direção ao oceano, onde enfrentarão o desafio dos predadores. Se sobreviverem, necessitarão de duas ou três décadas para se tornarem reprodutoras. Elas podem viver por 80 anos.

Há não muito tempo, muito mais fêmeas chegavam à costa. Das seis espécies de tartarugas marinhas, todas declinaram ao longo dos últimos séculos. Por exemplo, os cientistas estimam que já houve 91 milhões de tartarugas-verdes (*Chelonia mydas*) no Caribe; atualmente, existem aproximadamente 300.000, o que representa declínio de mais de 99%. As tartarugas marinhas, que vivem em águas temperadas e tropicais, estão declinando em todo o mundo. Historicamente, as pessoas as caçavam para alimentação e usavam seus cascos para decoração; mais recentemente, a ocupação das terras causou a perda do *habitat* de praia para deposição de ovos. Operações de pesca comerciais capturam acidentalmente as tartarugas. Dentre todas as seis espécies, mais de 300.000 foram capturadas ao longo da costa norte-americana na década de 1980, e mais de 70.000 destas morreram antes de serem devolvidas ao mar. Aproximadamente 98% dessas capturas acidentais ocorreram por arrastões de camarão que puxavam grandes redes pelas águas.

Durante muitos anos, os ecólogos lutaram para encontrar uma solução que pudesse reverter o declínio das tartarugas marinhas. Eles acreditavam que uma etapa importante pudesse ser proteger as áreas remanescentes de criação de ninhos e incubar artificialmente grandes quantidades de ovos. Eles liberaram os filhotes nos oceanos para melhorar a sua probabilidade de sobrevivência; no entanto, após despender uma grande quantidade de tempo e dinheiro nesses esforços, os modeladores populacionais tiveram um *insight* interessante. Quando começaram a construir tábuas de vida para as tartarugas (um desafio real, tendo em vista que elas passam quase toda a sua vida no oceano), descobriram que a melhora da sobrevivência dos filhotes teria pouco impacto positivo sobre o crescimento da população. Como tão poucos filhotes sobrevivem até a idade adulta, a adição de até mesmo milhares deles apresentaria pouco impacto sobre a população de tartarugas. Em vez disso, as tábuas de vida indicaram que a melhora da sobrevivência total das tartarugas adultas era a chave para o crescimento da população.

Essa descoberta mudou completamente a ênfase da conservação das tartarugas marinhas. O enfoque foi alterado para as operações de pesca comercial, as quais estavam matando acidentalmente as tartarugas marinhas adultas. Foi imposta pressão sobre os pescadores comerciais de camarões para que instalassem dispositivos de exclusão de tartarugas em suas redes de arrastão. Esses dispositivos atuam como uma peneira, os pequenos camarões passam pela peneira e são capturados na rede, enquanto as tartarugas marinhas, que são muito grandes para passar pela peneira, são liberadas da rede. A instalação desses dispositivos tem sido um enorme sucesso. Em 2011, pesquisadores relataram que a quantidade de tartarugas marinhas que haviam sido capturadas acidentalmente em redes foi reduzida em 60%, e que o número de tartarugas mortas caiu 94%.

Os cientistas continuam a trabalhar na obtenção de taxas de sobrevivência específicas da idade das seis espécies de tartarugas marinhas, o que ainda é um desafio, tendo em vista que os animais podem migrar por milhares de milhas e os machos não retornam às praias de desova. De fato, os modelos populacionais mais recentes indicam que a melhora da sobrevivência dos filhotes apresenta um efeito positivo pequeno sobre a população, enquanto melhorar a sobrevivência dos animais mais

velhos continua a ter um efeito muito maior. A história da tartaruga marinha torna claro que a possibilidade de modelar o crescimento populacional pode ser uma etapa crítica para trazer as espécies de volta da beira da extinção.

Fontes: Finkbeiner EM *et al*. Cumulative estimates of sea turtle bycatch and mortality in USA fisheries between 1990 and 2007. *Biological Conservation* 2011; 144; 2719-2727.
Marzaris AD *et al*. An individual based model of a sea turtle population to analyze effects of age dependent mortality. *Ecological Modelling* 2006; 198: 174-182.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Sob condições ideais, as populações podem crescer rapidamente.** Quando as populações crescem em sua taxa de crescimento intrínseca, inicialmente, elas crescem em taxas exponenciais, que podem ser modeladas com a utilização do modelo de crescimento exponencial ou do modelo de crescimento geométrico.

■ **As populações apresentam limites de crescimento.** Os limites podem ocorrer em virtude de fatores independentes da densidade, que regulam os tamanhos populacionais independentemente da densidade da população. Os limites também podem ocorrer em virtude de fatores dependentes da densidade, que afetam o crescimento populacional em um modo que está relacionado com a densidade da população. A dependência negativa da densidade faz as populações crescerem mais lentamente à medida que se tornam maiores; enquanto a dependência positiva da densidade causa o crescimento mais rápido das populações à medida que se tornam maiores. Os ecólogos utilizam o modelo de crescimento logístico para demonstrar a dependência negativa da densidade. O modelo logístico imita o rápido crescimento populacional quando ela é pequena, e reduz o crescimento quando a população se aproxima da sua capacidade de suporte. O modelo de crescimento logístico tem sido utilizado para prever o crescimento populacional humano, mas as populações humanas excederam essas previsões em virtude de melhorias na produção de alimentos, no comércio internacional e na saúde pública.

■ **A taxa de crescimento populacional é influenciada pelas proporções de indivíduos em diferentes classes etárias, tamanho e história de vida.** A maioria dos organismos apresenta taxas de sobrevivência e fecundidade que são alteradas ao longo de seu período de vida, conforme ilustrado pelas curvas de sobrevivência. As tábuas de vida foram desenvolvidas para incorporar as taxas de sobrevivência e fecundidade específicas da idade, do tamanho ou da história de vida. Com a utilização das tábuas de vida, é possível determinar a sobrevivência total (l_x), as taxas reprodutivas líquidas (R_0), os tempos de geração (T) e as aproximações das taxas de crescimento intrínseco (r_d e l_a). Os dados necessários para as tábuas de vida podem ser coletados por meio do acompanhamento de uma coorte e da construção de uma tábua de vida de coorte, ou por meio do exame de todos os indivíduos durante um instante no tempo e do desenvolvimento de tábuas de vida estáticas.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Qual é a diferença na abordagem entre a equação de crescimento geométrico e a equação de crescimento exponencial?

2. Tendo em vista a relação entre λ e *r* nas equações de crescimento geométrico e exponencial, você pode demonstrar matematicamente por que λ deve ser 1 quando *r* é 0?

3. Por que um modelo que contém a estrutura etária reflete melhor a realidade do crescimento populacional em comparação com um modelo com ausência da estrutura etária?

4. Qual é a diferença entre uma população estável e uma distribuição etária estável?

5. Se uma tábua de vida projeta um tamanho populacional de 100 fêmeas e a razão sexual da população é 1:1, qual é o tamanho de toda a população?

6. Em uma tábua de vida, qual é a diferença fundamental entre a taxa de sobrevivência (s_x) e a sobrevivência total (l_x)?

7. Compare e contraste uma tábua de vida de coorte com uma tábua de vida estática.

8. Qual é a relação entre o tempo de geração e a taxa de crescimento populacional?

9. Quais são as diferentes causas do crescimento populacional lento em tamanhos populacionais baixos *versus* tamanhos populacionais altos?

10. Quais evidências seriam necessárias para determinar se uma população apresenta dependência negativa da densidade ou dependência positiva da densidade?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | CURVAS DE SOBREVIVÊNCIA TOTAL

Os dados da sobrevivência total são coletados para uma ampla variedade de organismos. Em um centro de pesquisas norte-americano no estado da Geórgia, os pesquisadores examinaram a sobrevivência total de duas plantas: "vermiculária-elfo" (em inglês, *elf orpine*) (*Sedum smaliii*) e "morugem-de-uma-flor" (em inglês, *oneflower stitchwort*) (*Minuartia uniflora*). Para os dados de sobrevivência total a seguir, represente graficamente as respectivas curvas com a utilização de escala logarítmica no eixo *y*.

DADOS DE SOBREVIVÊNCIA TOTAL EM DUAS ESPÉCIES DE PLANTAS

MÊS	"VERMICULÁRIA-ELFO"	"MORUGEM-DE-UMA-FLOR"
1	1,00	1,00
5	0,81	0,37
7	0,09	0,05
8	0,03	0,02
10	0,02	0,01
12	0,01	0,01
13	0,00	0,00

FONTE: Dados estimados de Sharitz RR, McCormick JF. Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology* 1973;54: 723-740.

*N.R.T.: Embora, historicamente, o logaritmo neperiano e o logaritmo natural não tivessem a mesma base, modernamente denomina-se "logaritmo neperiano" aquele com base "*e*"; ou seja, um sinônimo de "logaritmo natural", daí *log* de *x* na base e ser substituído simbolicamente por *ln x*.

*N.R.T.: No original *survivorship*, sobrevivência do nascimento até uma idade X.

*N.R.T.: No original, *survivorship*, diferenciando-se de *survival* (sobrevivência).

CAPÍTULO 13

Dinâmica Populacional no Espaço e no Tempo

Lobos e alces da ilha Royale no Lago Superior. Durante mais de 50 anos, pesquisadores rastrearam grandes oscilações nos tamanhos populacionais de alces e lobos. (Fotografia de Rolf Peterson.)

O Monitoramento de Alces no Michigan

A ilha Royale – uma parte do estado de Michigan localizada na costa norte do Lago Superior – há muito tempo tem servido como um laboratório natural para os ecólogos. No início do século 20, a ilha foi colonizada por alces do continente. Essa incrível façanha provavelmente ocorreu durante o inverno, quando o lago estava congelado e os alces conseguiram percorrer os 40 km que separam a ilha da província de Ontário, no Canadá. Os alces encontraram abundância de alimentos na ilha e, durante as décadas subsequentes, a população cresceu rapidamente. Por mais de 100 anos, os ecólogos têm observado o número de alces flutuar amplamente em virtude das variações nos alimentos, predadores e patógenos.

> **"Por mais de 100 anos, os ecólogos têm observado o número de alces flutuar amplamente em virtude das variações nos alimentos, predadores e patógenos."**

As primeiras alterações no tamanho da população foram causadas por mudanças na abundância de alimentos. A população cresceu até cerca de 3.000 animais no início da década de 1930, mas, em 1934, quando a população finalmente excedeu a capacidade de suporte da ilha, os alces sofreram com a inanição e muitos morreram. Em 1936, a ilha sofreu extensivos incêndios florestais que estimularam o crescimento de novas plantas e, como resultado, a população de alces começou a aumentar. No fim da década de 1940, os alces excederam novamente a sua capacidade de suporte e sofreram outro declínio em virtude da inanição.

A população provavelmente teria continuado esse ciclo de crescimento e declínio; no entanto, em alguma oportunidade no fim da década de 1940, os lobos-cinzentos (*Canis lupus*) chegaram à ilha Royale ao cruzar o gelo durante o inverno. Com início em 1958, o ecólogo David Mech *et al.* começaram a estimar o número de alces e de lobos na ilha. Essa foi uma oportunidade única para pesquisas. Como tanto a imigração quanto a emigração de lobos e alces eram extremamente raras, os pesquisadores puderam observar a dinâmica das duas populações ao longo do tempo. Eles estimaram as populações a cada ano desde 1958, e continuaram a fazer novas descobertas.

Durante a década de 1960 e início da de 1970, havia aproximadamente 24 lobos na ilha, e a população de alces aumentou de cerca de 600 para 1.500. Na década de 1970, houve uma série de invernos com fortes nevascas, o que tornou difícil para os alces se movimentar e localizar alimentos. Nessa ocasião, a população de lobos aumentou para 50 animais. Esses dois fatores causaram queda brusca na população de alces.

Em 1981, um vírus letal (parvovírus canino) chegou à ilha, provavelmente transportado pelo cão doméstico de um visitante. O vírus fez com que a população de lobos sofresse um grande declínio, caindo de cerca de 50 para 14 animais. Com menos lobos, a população de alces se recuperou e continuou a crescer. Em 1996, os alces novamente ultrapassaram sua capacidade de suporte e sofreram com uma grande inanição, fazendo a população cair de cerca de 2.400 para 500 indivíduos. De 1997 até 2011, o número de alces flutuou entre 500 e 1.000, enquanto o de lobos entre 15 e 30.

A história das populações de alces e lobos na ilha Royale durante os últimos 100 anos enfatiza o fato de que, na natureza, as populações geralmente apresentam fortes flutuações em seu tamanho. Estas podem apresentar diferentes causas, as quais operam em separado ou em conjunto. Neste capítulo, examinaremos como as populações flutuam no espaço e no tempo. Compreender as causas dessas flutuações pode nos ajudar a entender as flutuações naturais de organismos na natureza, de modo que possamos prever os futuros tamanhos das populações e das espécies com as quais interagem.

Fontes: Peterson RO. Wolf-moose interaction on Isle Royale: The end of natural regulation? *Ecological Applications* 1999; 9: 10-16.
Vucetich JA, Peterson RO. The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proceedings of the Royal Society of London*-Series B 2004; 271: 183-189.
Vucetich JA, Peterson RO. *Ecological Studies of Wolves on Isle Royale: Annual Report 2010-2011*. School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, 2011.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- As populações flutuam naturalmente ao longo do tempo.
- A dependência da densidade com retardos de tempo pode tornar as populações inerentemente cíclicas.
- Eventos aleatórios podem fazer pequenas populações se extinguirem.
- As metapopulações são compostas de subpopulações que podem apresentar uma dinâmica populacional independente em lugares diferentes.

No capítulo anterior, verificamos que as populações podem ser reguladas tanto por fatores dependentes quanto independentes da densidade. Neste capítulo, observamos as causas da variação no tamanho populacional, uma questão que se tornou cada vez mais relevante à medida que muitas espécies declinam em direção à extinção e as atividades humanas fragmentam os *habitats* em áreas ainda menores e mais isoladas. Como essas flutuações incluem alterações aleatórias e cíclicas no tempo, iremos incorporá-las nos modelos populacionais. Além disso, investigaremos como as flutuações podem tornar as populações pequenas mais propensas à extinção. Com essa compreensão sobre a variação populacional ao longo do tempo, prosseguiremos para examinar as flutuações populacionais no espaço, expandindo nossa discussão sobre as metapopulações do Capítulo 12 para incluir modelos e pesquisas em andamento das metapopulações.

As populações flutuam naturalmente ao longo do tempo

Todas as populações apresentam flutuações no seu tamanho ao longo do tempo. Há muitos motivos para essas flutuações, tais como mudanças na disponibilidade de alimentos e de locais para a construção de ninhos, predação, competição, doenças, parasitas, tempo ou clima. Apesar dessas flutuações, algumas populações tendem a permanecer relativamente estáveis durante longos períodos. Por exemplo, pesquisadores estudaram as flutuações em uma população de cervos-vermelhos – um parente próximo do alce norte-americano – na ilha de Rum, na Escócia, por mais de 30 anos. Durante

aquele período, a população permaneceu relativamente estável, flutuando entre cerca de 200 e 400 indivíduos, como mostrado na Figura 13.1.

Outras populações exibem flutuações muito mais amplas. No lago Erie, por exemplo, pesquisadores monitoraram o número de células algais aquáticas, conhecidas como fitoplâncton, durante todo o ano. Como pode ser observado na Figura 13.2, as algas flutuaram amplamente de quase 0 célula por cm^3 em junho, até mais de 7.000 células por cm^3 em setembro. Essas amplas variações ocorreram nas escalas de dias, semanas e meses.

As populações de cervos-vermelhos são inerentemente mais estáveis que as de algas. Podemos explicar isso ao observar as diferenças no tamanho corporal, no tempo de resposta da população e na sensibilidade às mudanças ambientais. Organismos pequenos como algas podem se reproduzir em questão de horas, o que significa que as suas populações respondem muito rapidamente a condições ambientais favoráveis ou desfavoráveis. Seus corpos pequenos e a alta razão entre área de superfície e volume fazem com que eles sejam muito mais afetados por mudanças ambientais desfavoráveis, incluindo fatores abióticos, como a temperatura. Em consequência, suas taxas de sobrevivência e reprodução podem declinar rapidamente. Com animais maiores que vivem por diversos anos, uma população em uma determinada ocasião inclui indivíduos nascidos durante um longo período, que tende a igualar os efeitos das flutuações de curto prazo na taxa de natalidade. Além disso, organismos grandes podem manter a homeostase diante de mudanças ambientais desfavoráveis e, portanto, apresentar sobrevivência maior.

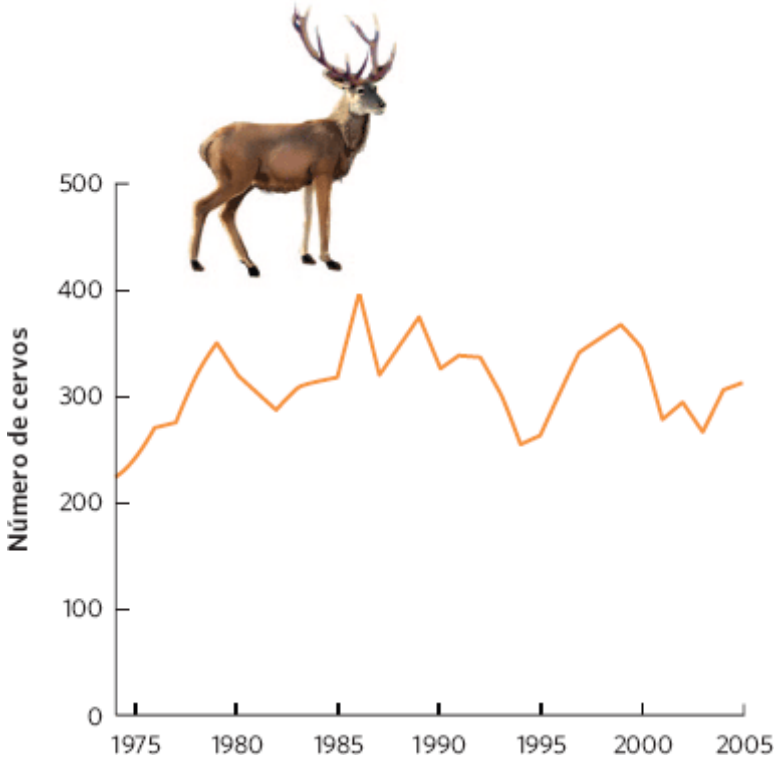


Figura 13.1 Flutuações populacionais no cervo-vermelho na ilha de Rum. De 1974 até 2005, a população de cervos estava relativamente estável, variando de aproximadamente 200 até 400 indivíduos. (Dados de Pelletier F *et al.* Decomposing variation in population growth into contributions from environment and phenotypes in an age-structured population. *Proceedings of the Royal Society* – Series B 2012; 279: 94-401.)

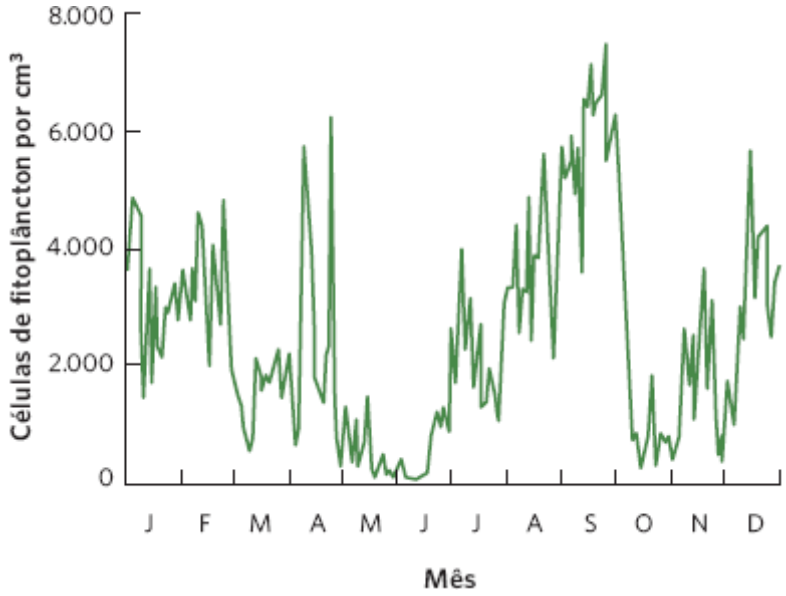


Figura 13.2 Flutuações populacionais nas algas do lago Erie. O número de células algais na água flutuou fortemente com o tempo. As populações de algas verdes e de diatomáceas que compõem o fitoplâncton variaram em diversas ordens de magnitude em uma escala de dias, semanas e meses. (Dados de Davis CC. Evidence for the eutrophication of Lake Erie from phytoplankton records. *Limnology and Oceanography* 1964; 9: 275-283.)

FLUTUAÇÕES NA ESTRUTURA ETÁRIA

Discutimos as flutuações populacionais no tempo ao observar pesquisas sobre o tamanho populacional. No entanto, em alguns casos, é possível detectar flutuações no tempo ao examinar a estrutura etária de uma população. Quando uma determinada faixa etária contém quantidade excepcionalmente alta ou baixa de indivíduos, isso sugere que a população sofreu taxas de natalidade ou mortalidade excepcionalmente altas no passado.

Um exemplo clássico da estrutura etária como uma indicação de flutuações populacionais advém dos dados da pesca comercial do peixe-branco (*Coregonus clupeaformis*) no lago Erie, de 1945 a 1951. Os biólogos conseguem determinar a idade de cada peixe examinando suas escamas. Como pode ser observado na Figura 13.3, em 1947, houve um número particularmente grande de peixes-brancos de 3 anos de idade. Isso sugere que, em 1944, a população de peixes-brancos apresentou alta reprodução. Essa coorte continuou a dominar a estrutura etária nos anos subsequentes, com uma grande quantidade de peixes de 4 anos em 1948 e de 5 anos em 1949. Mesmo em 1950, a classe etária de 6 anos continha mais indivíduos do que havia sido observado nos anos anteriores.

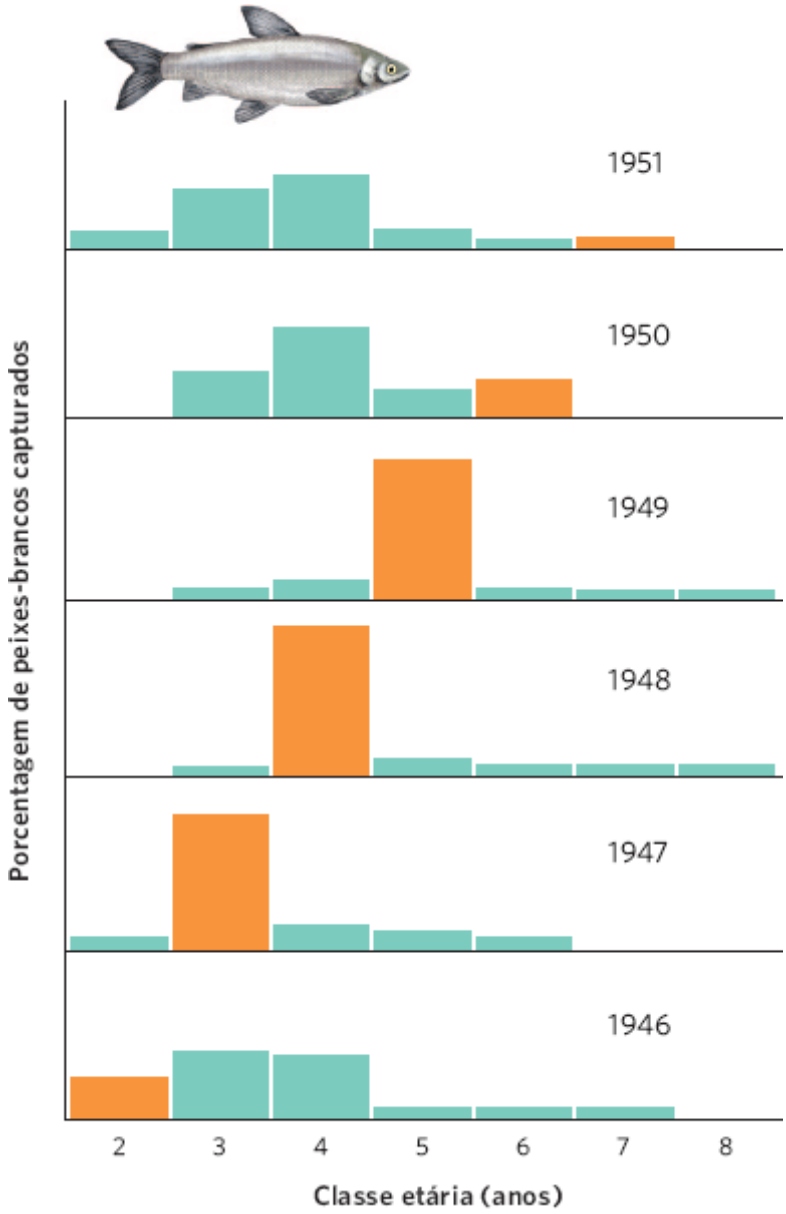


Figura 13.3 Estrutura etária do peixe-branco. A população de peixes-brancos no lago Erie apresentou uma quantidade excepcionalmente alta de reprodução em 1944. No entanto, peixes jovens não são capturados pelas redes de pesca até que tenham 2 anos de idade, de modo que a grande coorte de 1944 não foi detectada até 1946. Esse grande evento de reprodução levou a estruturas etárias que foram dominadas por aquela coorte de peixes nos anos subsequentes. (Dados de Lawler GH. Fluctuations in the success of year-classes of whitefish populations with special reference to Lake Erie. *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 1965; 22: 1197-1227.)

A estrutura etária de uma floresta também é facilmente analisada. Como se sabe, a idade de uma árvore pode ser determinada contando o número de anéis em seu tronco; na maioria das circunstâncias, um anel é adicionado a cada ano. Para examinar como as flutuações afetam a estrutura etária de populações de florestas, os pesquisadores trabalham em locais que não foram desmatados, tendo em vista que o corte altera a estrutura etária da população presente de árvores.

Em um estudo, pesquisadores investigaram um local na Pensilvânia denominado *Hearts Content*, uma pequena área de floresta de crescimento antigo que havia sido protegida do desmatamento por mais de 400 anos. Eles perfuraram os troncos das árvores para remover uma amostra de madeira, a qual continha três anéis. A utilização dessas amostras possibilitou que determinassem a idade de cada árvore e, portanto, a ocasião em que cada árvore iniciou a sua vida.

Os dados desse levantamento das árvores estão ilustrados na Figura 13.4. Os pesquisadores observaram que, no século 16, a floresta era amplamente composta por diversas espécies de carvalhos. A ocorrência de um incêndio e uma seca na metade do século 17 criou aberturas em muitas partes da floresta. Após o incêndio, plântulas de carvalhos se restabeleceram na floresta, embora também tenha havido um aumento na proporção de novos pinheiros-brancos (*Pinus strobis*), que cresceram bem sob condições de pouca sombra. Contudo, à medida que os pinheiros-brancos se tornavam maiores, proporcionavam mais sombra, de modo que as novas plântulas de pinheiro tinham dificuldade de sobreviver, levando a um declínio no recrutamento do pinheiro-branco durante o fim do século 18. Em consequência, a maioria dos pinheiros-brancos na floresta moderna datava do fim do século 17 e início do século 18. Por outro lado, a faia-americana (*Fagus grandifolia*) e a cicuta-oriental (*Tsuga canadensis*) são muito tolerantes aos ambientes com muita sombra; novos

indivíduos dessas espécies começaram a crescer à medida que os pinheiros-brancos se tornavam dominantes e sombreavam a floresta. Essas duas espécies continuaram a recrutar novos indivíduos ao longo do tempo, o que fez a faia e a cicuta apresentarem estrutura etária com uma distribuição mais uniforme que a do pinheiro-branco.

OVERSHOOTS E REGRESSÕES

No Capítulo 12, observamos que as populações modeladas que apresentam dependência da densidade inicialmente crescem bem rápido; no entanto, essa taxa de crescimento finalmente se torna mais lenta à medida que a população alcança sua capacidade de suporte. Contudo, as populações na natureza raramente seguem em uma aproximação contínua e suave da sua capacidade de suporte. Em muitos casos, elas crescem mais que a capacidade de suporte, um fenômeno que os ecólogos denominam ***overshoot.***[1] Um *overshoot* pode ocorrer quando a capacidade de suporte de um *habitat* diminui de um ano para o outro. Por exemplo, se um ano apresenta chuvas abundantes e o próximo é seco, o *habitat* produzirá menos biomassa de plantas no segundo ano. Em consequência, será reduzida a capacidade de suporte para os herbívoros que dependem das plantas para a alimentação. Uma população que ultrapassa sua capacidade de suporte está vivendo em uma densidade que não pode ser suportada pelo *habitat*. Tal população, então, sofre uma **regressão**,[2] que é um declínio substancial na densidade, tipicamente bem abaixo da sua capacidade de suporte. A Figura 13.5 ilustra *overshoot* e regressão em uma população de um organismo hipotético. A população começa pequena, mas cresce a uma taxa tão rápida, capaz de ultrapassar sua capacidade de suporte. Após o *overshoot*, a população sofre uma rápida regressão até um ponto que se encontra bem abaixo da capacidade de suporte. Observamos um exemplo disso no início deste capítulo, que descreveu os lobos e os alces na ilha Royale. Ao longo do tempo, os alces excederam a sua capacidade de suporte e a população sofreu regressões maciças em virtude da inanição. Esses dados podem ser observados na Figura 13.6.

Overshoot Quando uma população cresce além da sua capacidade de suporte.

Regressão Um declínio substancial na densidade, tipicamente bem abaixo da sua capacidade de suporte.

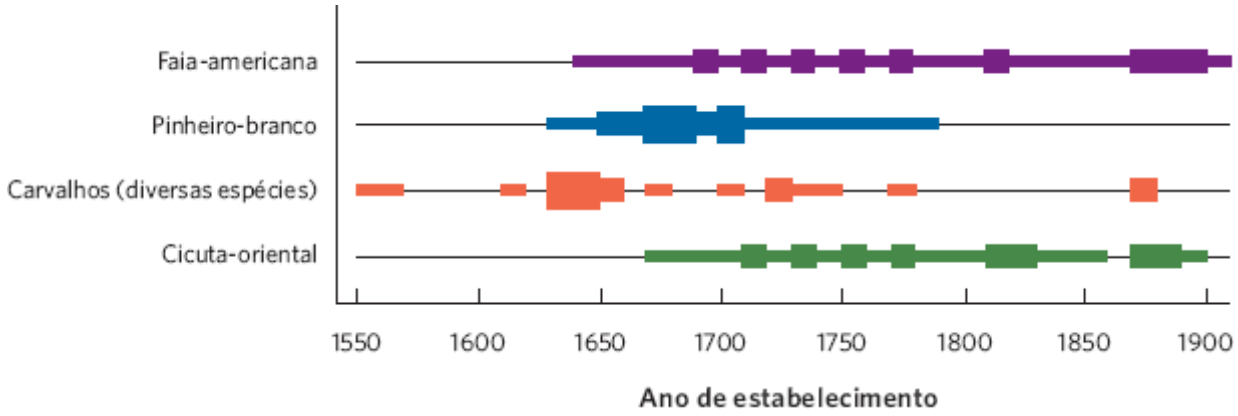


Figura 13.4 Estrutura etária em uma floresta de crescimento antigo. Ao datar as idades das árvores existentes em uma floresta de crescimento antigo na Pensilvânia, pesquisadores puderam determinar os anos nos quais as populações cresceram. Por simplicidade, nem todas as espécies de árvores estão mostradas. A espessura das barras indica a abundância relativa de cada espécie. (Dados de Hough AF, Forbes RD. The ecology and silvics of forests in the plateaus of Pennsylvania. *Ecological Monographs* 1943; 13: 299-320.)

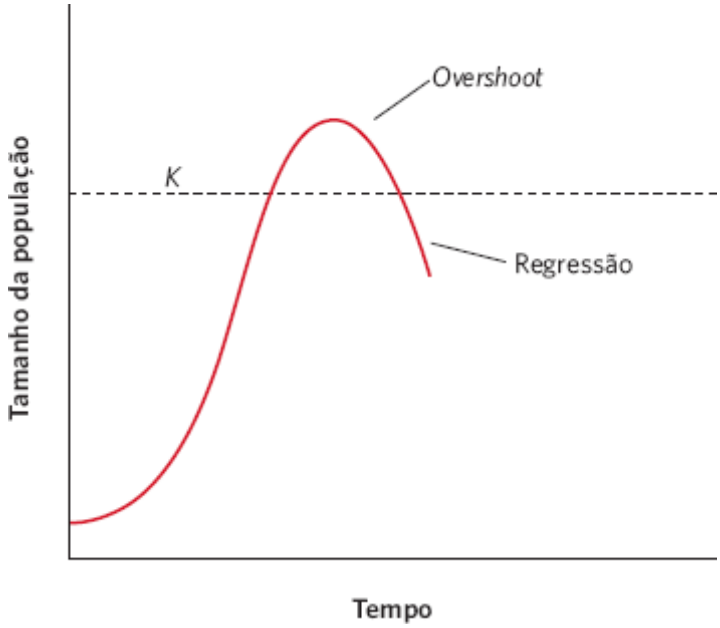


Figura 13.5 Superações dos limites e regressões populacionais. Algumas populações podem superar os limites da sua capacidade de suporte, seja em virtude da diminuição da capacidade de suporte ou do possível aumento da população em grandes quantidades em uma única estação reprodutiva. As populações que superam o limite da sua capacidade de suporte subsequentemente apresentam uma regressão, que causa um rápido declínio na população.

Um experimento natural com renas no Alasca fornece outro bom exemplo de *overshoots* e regressões. Em 1911, o governo dos EUA introduziu 25 renas na ilha St. Paul, no Alasca, para fornecer uma fonte de carne para a população local. A ilha não continha predadores de renas e a população de renas começou a se reproduzir rapidamente. Elas se alimentavam de uma diversidade de itens durante a primavera, verão e outono, mas dependiam dos liquens para atravessar o inverno. Em 1938, a população de renas havia crescido para mais de 2.000 indivíduos. Conforme pode ser observado na Figura 13.7, essa taxa de crescimento seguiu uma curva de crescimento em formato de J, que associamos aos modelos de crescimento exponencial. À medida que a população crescia nos primeiros anos, os liquens que ela consumia no inverno permaneciam abundantes. No entanto, com a continuação do crescimento da população, os liquens tornaram-se escassos, o que sugere que as renas haviam excedido em muito a capacidade de suporte da ilha. Após um pico em 1938, a população de renas começou a sofrer regressão, provavelmente em virtude de uma combinação de alimentos escassos no inverno e invernos excepcionalmente frios. Em 1940 e 1941, o governo abateu centenas de renas em uma tentativa de reduzir o tamanho do grupo, para torná-lo mais próximo da capacidade de suporte reduzida da ilha. Apesar desse esforço, a população continuou a declinar e, em 1950, havia apenas oito indivíduos. Em 1951, 31 novas renas foram trazidas à ilha para suplementar a população. Desde 1980, a população tem sido manejada pelo governo tribal de St. Paul, que mantém a população em apenas algumas poucas centenas de animais. Em 2012, a população foi estimada em 125 renas. Estas, mantidas agora em um tamanho sustentável, podem continuar a fornecer uma carne valiosa e acessível para os residentes locais.

FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS CÍCLICAS

Como acabamos de observar, as populações podem apresentar grandes flutuações no tempo, incluindo *overshoots* e regressões. Durante períodos mais longos, algumas populações oscilam para cima e para baixo em padrões regulares conhecidos como **ciclos populacionais**.

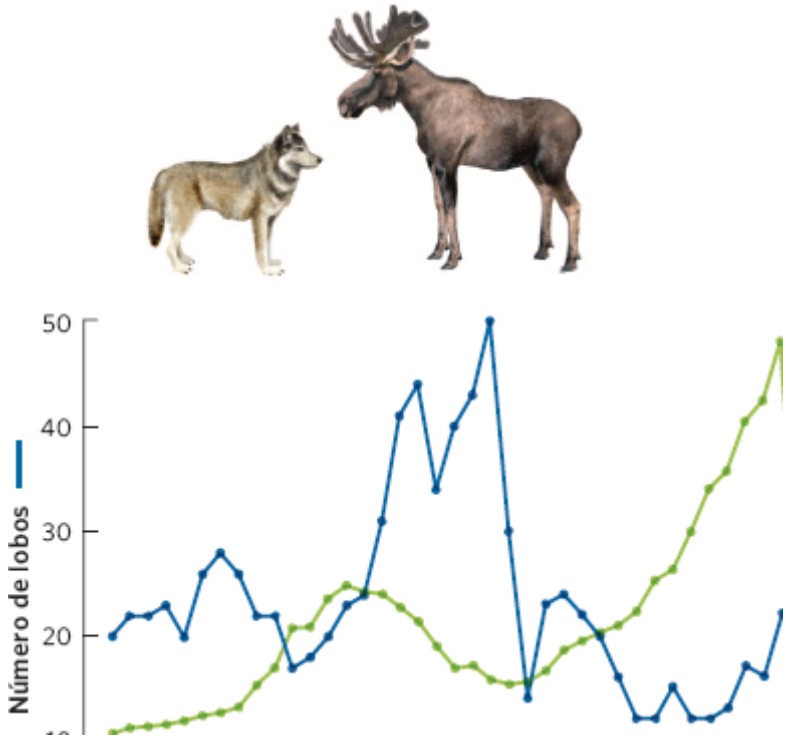


Figura 13.6 Dinâmica populacional de lobos e alces na ilha Royale. As estimativas populacionais de 1959 a 2011 indicam que as populações de alces e de lobos sofreram grandes flutuações. (Dados de Vucetich JA, Peterson RO. *Ecological Studies of Wolves on Isle Royale: Annual Report* 2010-2011, School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University.)

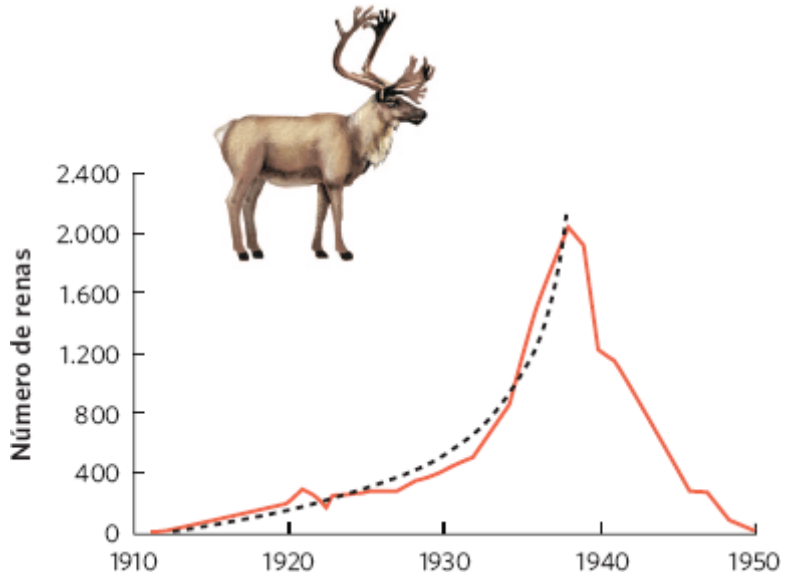


Figura 13.7 Overshoot e a regressão de uma população de renas. Um grupo de 25 renas foi introduzido na ilha de St. Paul no Alasca, em 1911. A população apresentou um rápido aumento no tamanho, que se aproxima de uma curva de crescimento exponencial em formato de J, mostrada pela linha pontilhada preta. Após crescer até cerca de 2.000 animais em 1938, ela entrou em colapso, provavelmente devido ao esgotamento dos alimentos. (Dados de Scheffer VB. The rise and fall of a reindeer herd. *Scientific Monthly* 1951; 73: 356-362.)

Um exemplo interessante de um ciclo populacional vem dos registros de longo prazo do gerifalte. A falcoaria era um passatempo popular entre os nobres europeus nos séculos 17 e 18, e o gerifalte era especialmente apreciado, por ser um dos maiores e mais belos falcões. Durante essa época, a realeza dinamarquesa importou gerifaltes dos territórios dinamarqueses na Islândia, onde os falcões eram capturados e transportados até Copenhague. A realeza dinamarquesa então apresentava os falcões como presentes diplomáticos para as cortes reais da Europa. O governador da Islândia emitia as permissões de exportação, que fornecem um registro histórico detalhado das exportações de gerifaltes por diversas décadas. Como mostrado na Figura 13.8, os números de gerifaltes exportados da Islândia entre 1731 e 1793 revela ciclos de abundância de 10 anos. Após 1770, a falcoaria tornou-se menos popular e as exportações declinaram. As exportações deixaram de exibir flutuações regulares, tendo em vista que a baixa demanda pelas aves poderia ser atendida até mesmo durante os anos de baixa abundância.

Em alguns casos, as flutuações populacionais cíclicas ocorrem entre as espécies e entre grandes áreas geográficas. Na Finlândia, por exemplo, biólogos conduziram pesquisas anuais em 11 províncias para determinar a abundância de três espécies de tetrazes: o tetraz-grande (*Tetrao urogallus*), o tetraz-negro (*Tetrao tetrix*) e a galinha-do-mato (*Bonasa bonasia*). Após monitorar as aves por 20 anos, plotando seus dados em um gráfico (conforme mostrado na Figura 13.9), eles observaram que as três espécies apresentaram ciclos populacionais com 6 a 7 anos. Além disso, essas três espécies parecem exibir populações altas e baixas ao mesmo tempo, e essa sincronia ocorreu em todas as províncias.

Esses exemplos demonstram que algumas populações podem apresentar flutuações notavelmente regulares. A causa dos referidos ciclos e sua sincronia têm sido uma questão interessante e persistente na ecologia. Nos capítulos subsequentes, observaremos como as interações das espécies também influenciam os ciclos populacionais.

A dependência da densidade com retardos de tempo pode tornar as populações inerentemente cíclicas

Observamos que algumas espécies apresentam ciclos regulares de crescimento e decrescimento populacional. O nosso desafio é descobrir as causas desses ciclos. Alguns tipos de variações ambientais são cíclicos, incluindo os ciclos diários, lunares ou de marés e sazonais. No entanto, a maioria das mudanças ambientais ocorre irregularmente ao longo do tempo. Períodos prolongados de chuvas abundantes ou secas, calor ou frio extremo ou desastres naturais (p. ex., incêndios e furacões) não são previsíveis. Portanto, devemos concluir que a variação irregular no ambiente provavelmente não é a causa subjacente dos ciclos populacionais regulares. Nesta seção, examinaremos o comportamento cíclico inerente das populações e aplicaremos uma versão modificada da equação de crescimento logístico, para nos ajudar a compreender algumas das causas.

COMPORTAMENTO CÍCLICO INERENTEDAS POPULAÇÕES

Nas décadas de 1920 e 1930, modeladores populacionais descobriram que as populações, quando sujeitas a variações ambientais, podem oscilar naturalmente acima e abaixo da sua capacidade de suporte, mesmo quando a variação ambiental é aleatória no tempo. As populações apresentam uma periodicidade inerente e tendem a flutuar para cima e para baixo, embora o tempo necessário para completar um ciclo seja diferente entre as espécies.

Ciclos populacionais Oscilação regular de uma população durante um período de tempo mais longo.

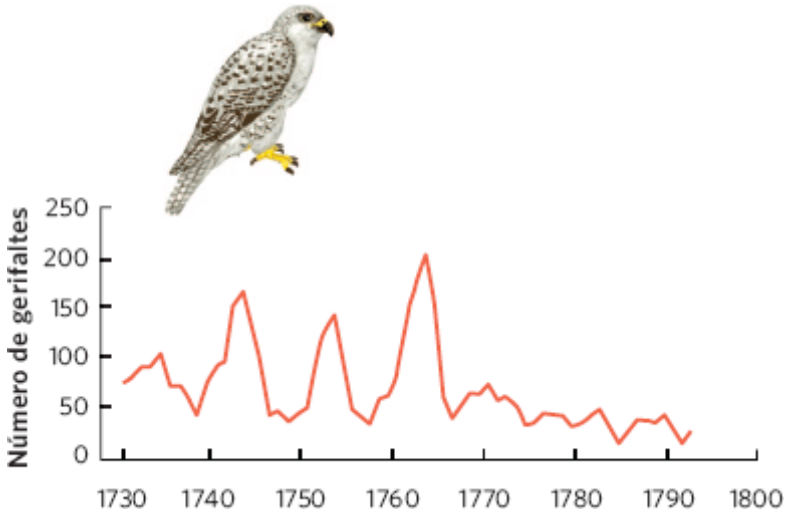


Figura 13.8 Flutuações cíclicas nos gerifaltes. De 1730 até 1770, a falcoaria era popular na Dinamarca e o número de falcões capturados e exportados da Islândia apresentavam ciclos regulares, que ocorriam aproximadamente a cada 10 anos. Após 1770, a popularidade da falcoaria declinou, e a baixa demanda por falcões poderia ser atendida até mesmo em anos de baixa população. (Dados de Nielsen ÓK, Pétursson G. Population fluctuations of gyrfalcon and rock ptarmigan: Analysis of export figures from Iceland. *Wildlife biology* 1995; 1: 65-71.)

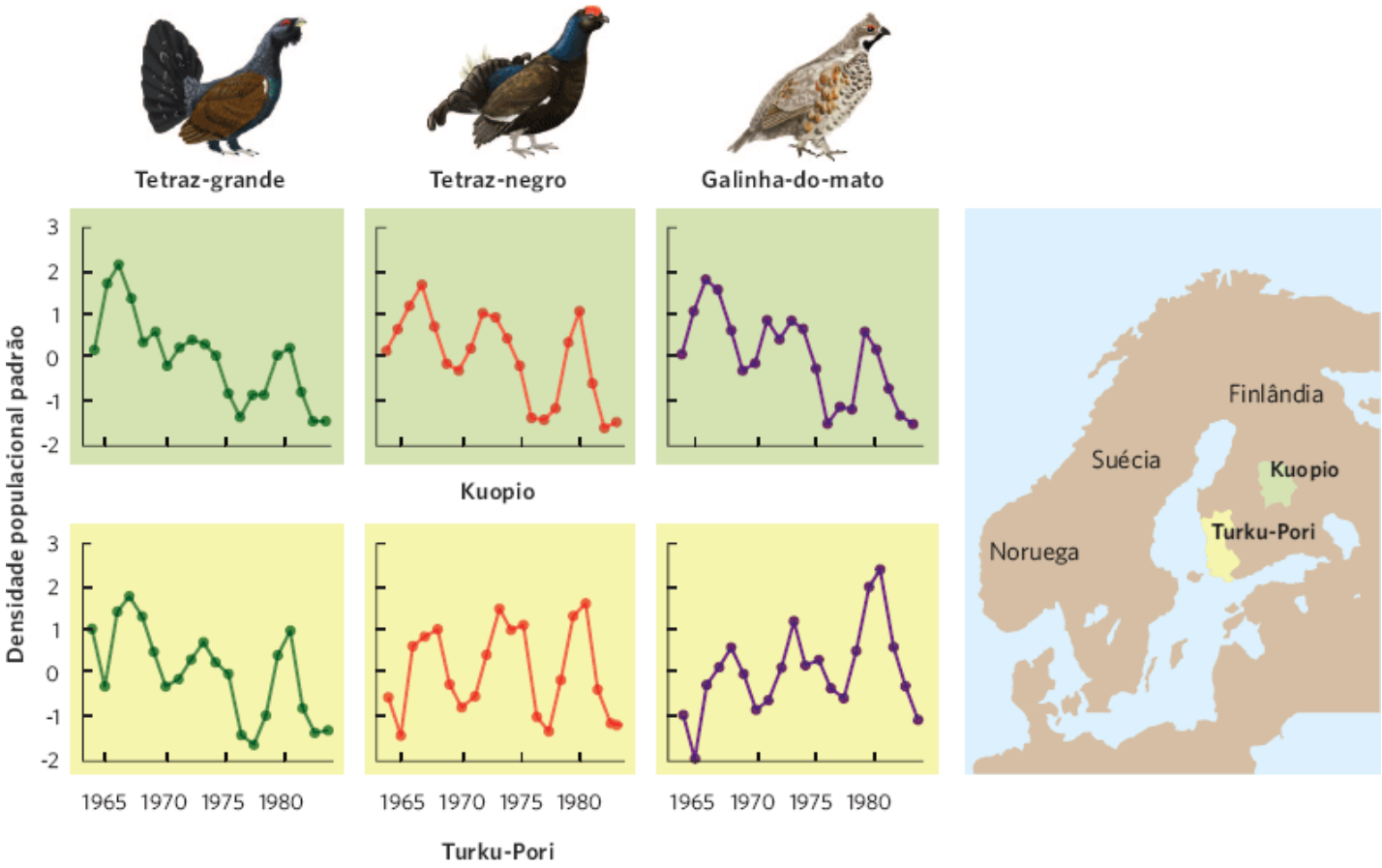


Figura 13.9 Flutuações cíclicas de espécies de tetrazes em duas províncias diferentes da Finlândia. As três espécies de tetrazes apresentam ciclos de 6 a 7 anos e parecem flutuar em sincronia entre si e entre as províncias. (Dados de Lindström J *et al.* The clockwork of Finnish tetraonid population dynamic. *Oikos* 1995; 74: 185-194.)

Para ajudar a compreender o referido comportamento, pode-se pensar em uma população como sendo análoga a um pêndulo balançando. Sabemos que um pêndulo está estável quando está pendurado em sua posição vertical central e direcionado para baixo. No entanto, a força da gravidade puxará o pêndulo de volta para o centro se ele for movido para esquerda ou para a direita. No entanto, tendo em vista que esse movimento de volta para o centro tem *momentum*, o pêndulo ultrapassa a posição central estável e segue para o outro lado. A gravidade, então, o puxa de volta para o centro, em que seu *momentum*, mais uma vez, o faz ultrapassar a posição central estável.

As populações comportam-se como o pêndulo; o *momentum* de aumentos e diminuições em uma população causa sua oscilação. As populações são estáveis na sua capacidade de suporte. Quando ocorrem reduções no tamanho da população (em virtude de eventos como predação, doenças, ou um evento independente da densidade), a população responde com um crescimento. Se o crescimento for suficientemente rápido, a população pode crescer além da sua capacidade de suporte. Observamos esse fenômeno quando há retardo entre o início da reprodução e o momento que os novos filhotes são acrescentados à população. As populações que ultrapassam sua capacidade de suporte subsequentemente sofrem regressão, o que causa a oscilação da população de volta em direção à sua capacidade de suporte. Tendo em vista que as taxas de mortalidade são altas e as de natalidade são baixas, a população pode apresentar grande redução e não ultrapassar os limites da sua capacidade de suporte.

DEPENDÊNCIA TARDIA DA DENSIDADE

É possível modelar os ciclos populacionais começando com o modelo de crescimento logístico que introduzimos no Capítulo 12. Esse modelo incorpora a dependência da densidade, o que reduz as taxas de crescimento populacional à medida que a população aumenta de tamanho. A chave para adequar o ciclo das populações dependentes da densidade nesses modelos é incorporar um retardo entre a mudança nas condições ambientais e o momento em que a população se reproduz. Quando a dependência da densidade ocorre com base em uma densidade populacional em algum momento no passado, chamamos de **dependência tardia da densidade**.

Tal dependência pode ser causada por qualquer conjunto de fatores. Por exemplo, herbívoros grandes, como os alces, geralmente se reproduzem no outono, mas não ocorre nenhum nascimento até a primavera seguinte. Se o alimento for abundante no outono, a capacidade de suporte é alta; no entanto, quando os filhotes nascem na primavera, a capacidade de suporte do *habitat* poderá ser muito mais baixa. Os filhotes ainda continuarão a nascer, mas a população agora excederá a

capacidade de suporte do *habitat*, porque a reprodução se baseou nas condições ambientais anteriores. Além disso, pode-se pensar nos retardos de tempo para os predadores. Quando os predadores experimentam um aumento de presas, sua capacidade de suporte aumenta. Contudo, semanas ou meses podem se passar até que os predadores convertam a abundância de presas em taxas reprodutoras mais altas. Nessa ocasião, as presas podem não ser mais abundantes. A ausência de presas fará a capacidade de suporte dos predadores declinar exatamente no momento em que sua população está crescendo. Em ambos os cenários, a população sofre um retardo de tempo na sua dependência da densidade.

Dependência tardia da densidade Quando a dependência da densidade ocorre com base em uma densidade em algum momento no passado.

Modelagem da dependência tardia da densidade

É possível modificar o modelo de crescimento logístico para demonstrar a dependência tardia da densidade. Como se sabe, o modelo logístico utiliza a seguinte equação:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

em que $\frac{dN}{dt}$ é a taxa de variação do tamanho populacional, r é a taxa de crescimento intrínseco, N é o tamanho atual da população no tempo t, e K é a capacidade de suporte.

Para incorporar um retardo de tempo, começamos definindo a quantidade de retardo de tempo como t (letra grega, tau). Agora podemos reescrever a equação de crescimento logístico ao tornar a parte dependente da densidade da equação com base no tamanho da população em t unidades de tempo no passado:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N_{t-\tau}}{K}\right)$$

Em palavras, essa equação nos diz que a população reduz seu crescimento quando seu tamanho, em t unidades de tempo atrás, se aproximou da capacidade de suporte.

Se a população vai ficar acima ou abaixo da sua capacidade de suporte, isso dependerá tanto do tamanho do retardo de tempo quanto da sua taxa de crescimento intrínseco. À medida que o retardo de tempo aumenta, também aumenta a dependência da densidade, tornando a população mais propensa a crescer tanto acima quanto abaixo da capacidade de suporte. Além disso, a ocorrência de uma alta taxa de crescimento intrínseco possibilita que uma população cresça mais rapidamente em um dado intervalo de tempo, tornando um *overshoot* da capacidade de suporte mais provável.

Modeladores populacionais determinaram que a quantidade de ciclos em uma população que apresenta dependência tardia da densidade depende do produto de r e t, como mostrado na Figura 13.10. Como pode ser visto na Figura 13.10A, quando esse produto é baixo ($r\tau < 0{,}37$), a população se aproxima da capacidade de suporte sem quaisquer oscilações. Se esse produto for um valor intermediário ($0{,}37 > r\tau < 1{,}57$), como mostrado na Figura 13.10B, a população inicialmente oscila, mas a magnitude das oscilações declina com o tempo, em um padrão chamado **oscilações amortecidas**. Quando o produto tem valor alto ($r\tau > 1{,}57$), como mostrado na Figura 10.13C, a população continua a apresentar grandes oscilações com o tempo, em um padrão conhecido como **ciclo limite estável**.

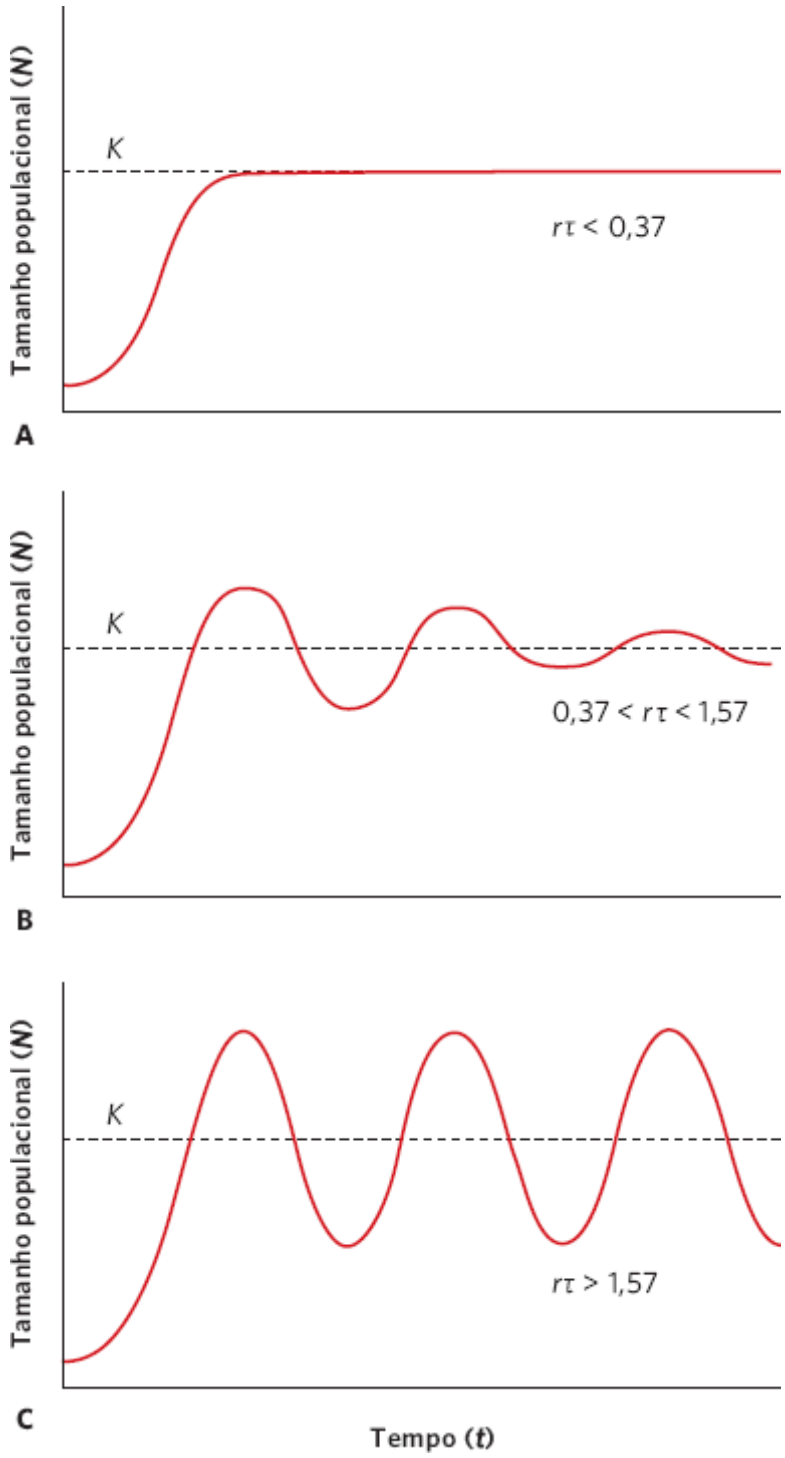


Figura 13.10 Ciclos populacionais em modelos que contêm dependência tardia da densidade. **A.** Em modelos populacionais nos quais o produto de $r\tau$ tem valor baixo ($r\tau < 0{,}37$), a população se aproxima da capacidade de suporte sem oscilações. **B.** Quando o produto de $r\tau$ tem valor intermediário ($0{,}37 < r\tau < 1{,}57$), a população apresentará oscilações amortecidas. **C.** Quando o produto tem valor alto ($r\tau > 1{,}57$), a população oscilará ao longo do tempo como um ciclo limite estável.

Oscilações amortecidas Padrão de crescimento populacional, no qual a população inicialmente oscila, mas a magnitude das oscilações declina com o tempo.

Ciclo limite estável Um padrão de crescimento populacional, no qual a população continua a apresentar grandes oscilações com o tempo.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Dependência tardia da densidade em flixweed

A *flixweed* (*Descurainia sophia*) é uma erva nativa da Europa, mas que foi introduzida na América do Norte. Os pesquisadores que estudaram essa erva observaram que o número de plantas por m^2 de solo flutua de modo cíclico ao longo do tempo. A população cresce de acordo com um modelo de dependência tardia da densidade, em que $K = 100$, $r = 1{,}1$ e $\tau = 1$.

A *flixweed*, uma planta comum na Europa e na América do Norte. (Fotografia de Nigel Cattlin/Alamy.)

A partir do levantamento das plantas, sabemos que havia 10 plantas por m^2 no ano 1 e 20 plantas no ano 2. Com base nesses dados, podemos calcular a alteração esperada no tamanho populacional no ano 3:

$$\frac{dN}{dt} = rN_2\left(1 - \frac{N_1}{K}\right)$$

$$\frac{dN}{dt} = (1{,}1)(20)\left(1 - \frac{10}{100}\right)$$

$$\frac{dN}{dt} = 20$$

Arredondando para o próximo número inteiro, a *flixweed* adicionará 20 indivíduos à população no ano 3. Tendo em vista que a população no ano 2 é de 20 indivíduos, a adição de mais 20 indivíduos no ano 3 produzirá um tamanho de população total de 40 indivíduos.

Podemos continuar os cálculos para determinar o tamanho populacional no ano 4:

$$\frac{dN}{dt} = rN_3\left(1 - \frac{N_2}{K}\right)$$

$$\frac{dN}{dt} = (1{,}1)(40)\left(1 - \frac{20}{100}\right)$$

$$\frac{dN}{dt} = 35$$

Conforme podemos observar, a população de *flixweed* aumentará em outros 35 indivíduos no ano 4, produzindo um tamanho populacional total de 75 indivíduos.

EXERCÍCIO Com a utilização dos dados fornecidos, calcule os tamanhos populacionais da planta a partir do ano 5 até o ano 15. Com base no produto de $r\tau$, qual tipo de comportamento oscilante você espera observar nessa população mesmo antes de fazer os cálculos? Plote os resultados para confirmar a sua previsão.

CICLOS EM POPULAÇÕES DE LABORATÓRIO

Os modelos populacionais que incorporam a dependência tardia da densidade nos ajudam a compreender como os retardos de tempo fazem as populações oscilarem em ciclos regulares. Tendo em vista que os modelos não identificam os mecanismos específicos por meio dos quais ocorrem os retardos de tempo, os ecólogos investigaram populações reais com a utilização de experimentos em laboratório para descobrir esses mecanismos.

Em alguns casos, a dependência tardia da densidade ocorre porque o organismo consegue armazenar reservas de energia e nutrientes. A pulga-d'água *Daphnia galeata*, por exemplo, é uma espécie pequenina de zooplâncton que vive em lagos por todo o Hemisfério Norte. Quando a população está baixa e há abundância de alimentos, os indivíduos conseguem armazenar o excesso de energia na forma de gotas de gordura. À medida que a população cresce até a capacidade de suporte e o alimento se torne escasso, os adultos com energia armazenada conseguem continuar a se reproduzir. As *Daphnia* mães também conseguem transferir algumas dessas gotas de gordura para seus ovos, o que possibilita que seus filhotes se

desenvolvam bem até mesmo quando a capacidade de suporte do lago é ultrapassada. Finalmente, a energia armazenada acaba e a população de *Daphnia* reduz abruptamente para números baixos. Quando a população está baixa, os alimentos podem novamente se tornar abundantes, e o ciclo tem início mais uma vez. É possível observar essas oscilações na Figura 13.11A.

É possível comparar a história da pulga-d'água *Daphnia* com a história de outra espécie de pulga-d'água, *Bosmina longirostris*. A *Bosmina* não armazena tantas gotículas de lipídios quanto a *Daphnia*, de modo que, quando a sua população se aproxima da capacidade de suporte do lago, ela apresenta pouca energia para compensar a redução nos alimentos. Em consequência, as populações de *Bosmina* não exibem grandes oscilações. Em vez disso, conforme ilustrado na Figura 13.11B, elas crescem até a sua capacidade de suporte e ali permanecem.

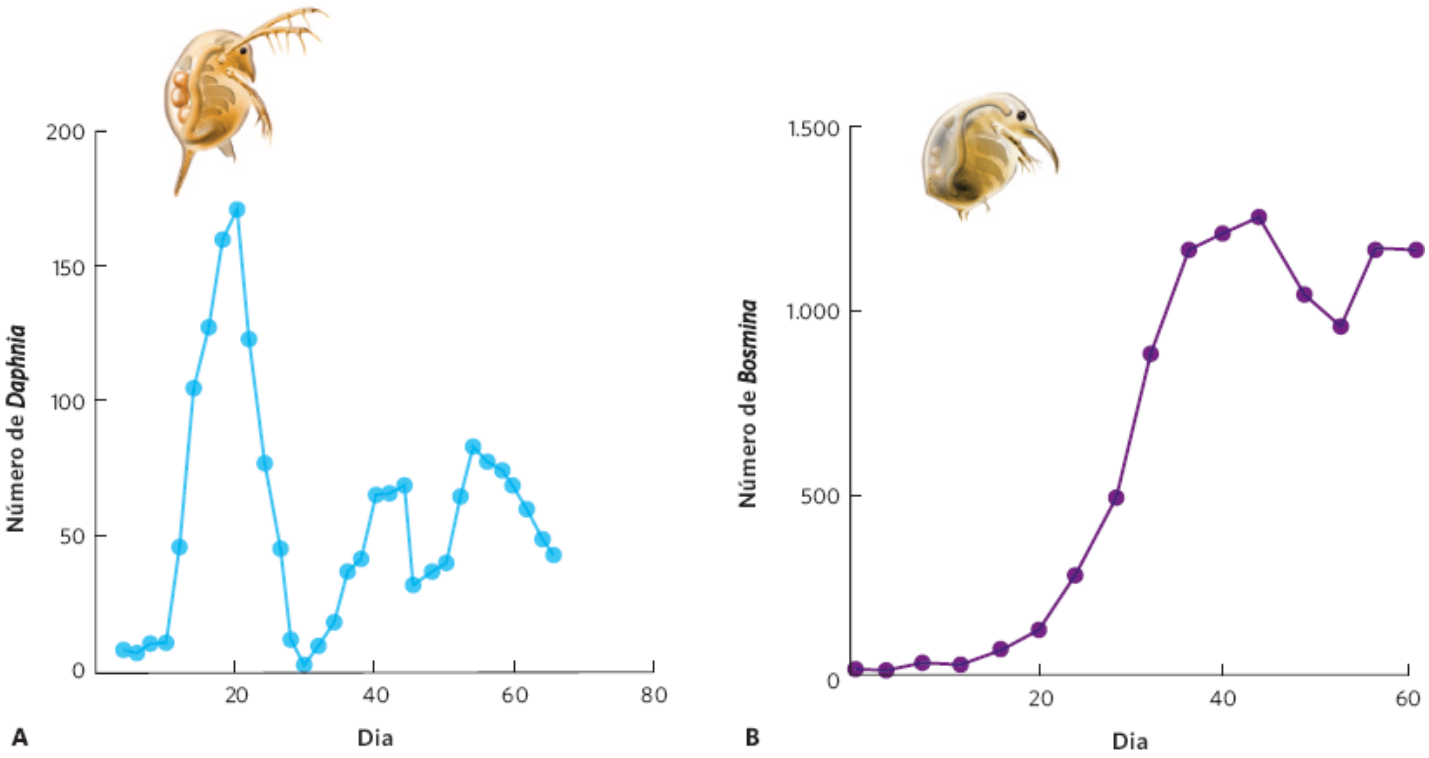


Figura 13.11 Importância das reservas de energia para ocasionar o ciclo populacional. A. As pulgas-d'água *Daphnia galeata* conseguem armazenar altas quantidades de energia, o que possibilita que elas sobrevivam e se reproduzam até mesmo após alcançar a capacidade de suporte. Quando as reservas de energia são esgotadas, a população entra em colapso até quantidades muito baixas e, em seguida, se recupera e continua a oscilar. **B.** As pulgas-d'água *Bosmina longirostris* conseguem armazenar apenas uma pequena quantidade de energia, de modo que, quando a população se aproxima da capacidade de suporte, ela sofre a redução da sobrevivência e da reprodução. Em consequência, a população permanece próxima da sua capacidade de suporte e oscila muito menos. (Dados de Goulden CE, Hornig LL. Population oscillations and energy reserves in planktonic cladocera and their consequences to competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1980; 77: 1716-1720.)

A dependência tardia da densidade também pode ocorrer quando existe um retardo de tempo no desenvolvimento de um estágio de vida para outro. Em um estudo clássico de retardos de desenvolvimento, A. J. Nicholson examinou o efeito dos retardos entre os estágios larval e adulto da mosca-varejeira de ovelhas (*Lucilia cuprina*), um inseto que se alimenta da carne da ovelha doméstica.

Nesse primeiro experimento, Nicholson alimentou as larvas com uma quantidade fixa de alimento (estabelecendo, assim, uma capacidade de suporte para as larvas), mas alimentou as adultas com uma quantidade ilimitada de alimentos. No início do experimento, as larvas começaram a realizar a metamorfose no primeiro conjunto de adultas, como mostrado na linha laranja na Figura 13.12A. Essas adultas, em seguida, botaram ovos, que eclodiram em mais larvas, que finalmente se tornaram adultas. A população de moscas adultas cresceu rapidamente para mais de 4.000 indivíduos.

À medida que a população adulta aumentou, o suprimento ilimitado de alimentos possibilitou que ela continuasse a ovipor. A grande quantidade de ovos eclodiu em uma enorme quantidade de larvas; no entanto, como as larvas tinham um suprimento alimentar limitado, elas não cresceram suficientemente bem para realizar a metamorfose para a fase adulta. Elas morreram e não foram produzidas novas adultas. Finalmente, a população de adultas entrou em colapso. Contudo, antes que as últimas poucas adultas morressem, elas puseram uma pequena quantidade de ovos. Quando os ovos eclodiram, o suprimento fixo de alimentos proporcionou abundância de alimentos para a baixa quantidade de larvas. Em consequência, as larvas apresentaram alta taxa de sobrevivência, e a maioria delas realizou a metamorfose em adultas. Em seguida, essas

novas adultas puseram uma grande quantidade de ovos, e o ciclo se iniciou novamente. Em resumo, houve retardo entre a ocasião na qual as adultas produziram uma grande quantidade de ovos e a ocasião na qual esses ovos eclodiram em larvas, morreram em virtude da alta competição larval e falharam em produzir novas adultas. Esse retardo de tempo, aparentemente, causou os ciclos populacionais adultos.

Assim, Nicholson concluiu que se os alimentos limitados para os filhotes causaram o retardo de tempo, então limitar os alimentos dos adultos deveria eliminar o retardo de tempo e reduzir as flutuações extremas na população adulta. Para testar essa hipótese, ele fez o experimento novamente, começando com alimentos ilimitados; no entanto, na metade do experimento, criou um limite nos alimentos para as adultas. Nessas condições, as adultas apresentaram dependência da densidade sem retardos. Como pode ser observado na Figura 13.12B, embora a abundância da população adulta ainda tenha flutuado, ela deixou de exibir ciclos regulares. Esses estudos em laboratório confirmaram que os retardos de tempo entre os estágios da vida causam os ciclos populacionais.

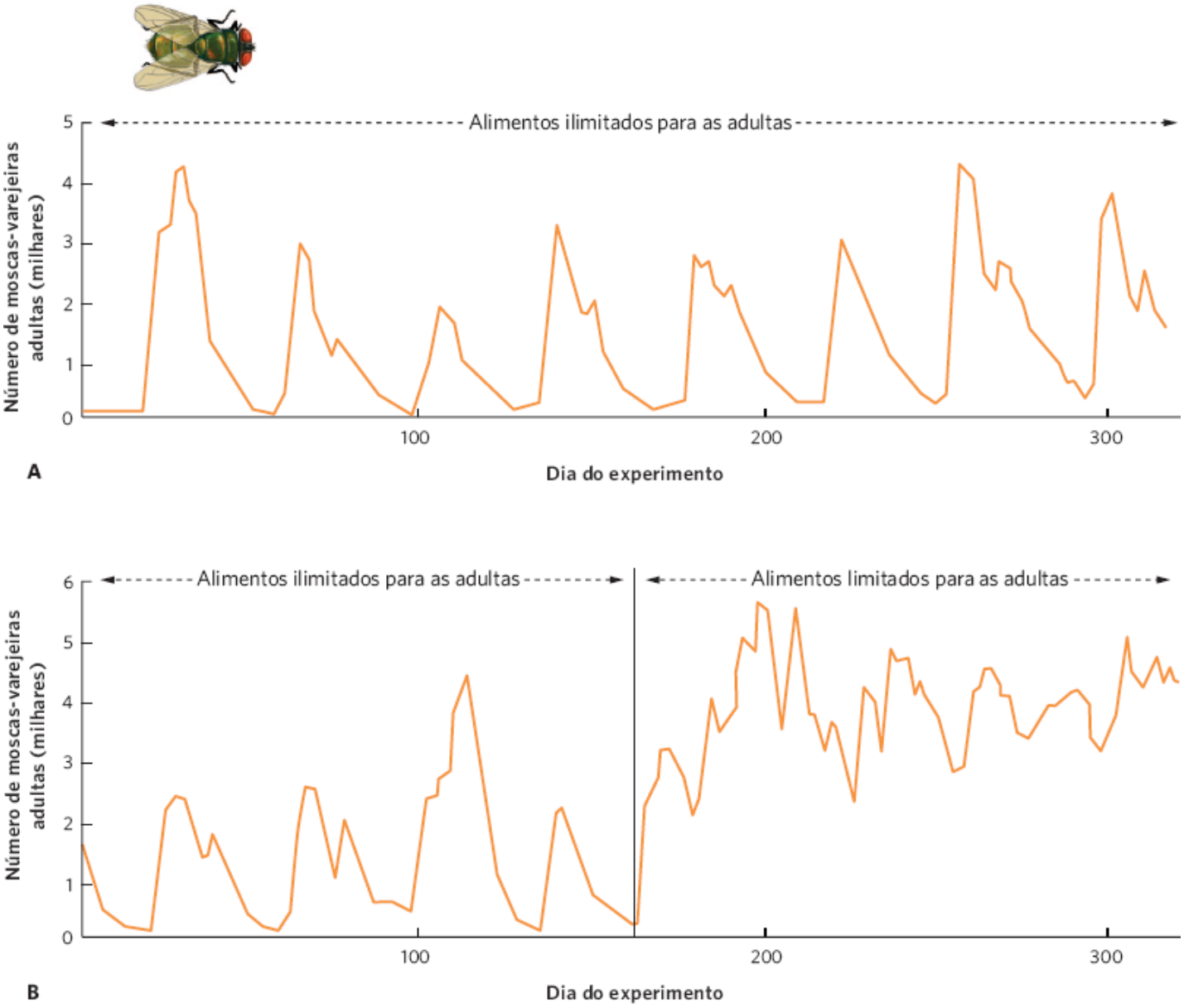


Figura 13.12 Ciclo populacional em moscas-varejeiras de ovelhas. A. Quando os pesquisadores limitaram os alimentos para as larvas, mas não para as adultas, observaram retardo entre a ocasião na qual as adultas produziram uma grande quantidade de ovos e a ocasião na qual esses ovos eclodiram em larvas, morreram em virtude da alta competição larval e falharam em produzir novas adultas. Em consequência, a população adulta apresentou ciclos regulares. **B.** Quando as adultas foram criadas inicialmente com alimentos ilimitados, mas em seguida receberam alimentos limitados na metade do experimento, elas começaram a apresentar dependência da densidade sem retardo de tempo. Em consequência, a população adulta ainda flutuou, mas deixou de apresentar ciclos regulares. (Dados de Nicholson AJ. The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 1958; 22: 153-173.)

Eventos aleatórios podem fazer pequenas populações se extinguirem

Em nossos modelos de crescimento populacional, observamos que, quando as populações são grandes, os fatores dependentes da densidade reduzem o crescimento; e quando são pequenas, eles aceleram o crescimento. Tendo em vista

esses resultados, é difícil entender como as populações poderiam ser extintas, embora saibamos que a extinção ocorre de fato nas populações reais na natureza. Nesta seção, exploraremos a relação entre o tamanho populacional e sua probabilidade de extinção. Em seguida, examinaremos as causas subjacentes dessa relação.

EXTINÇÃO EM POPULAÇÕES PEQUENAS

Na natureza, observamos que populações menores são mais vulneráveis à extinção que populações maiores. Para estudar esse fenômeno, biólogos realizaram levantamentos de aves nas ilhas Canal, localizadas ao largo da costa da Califórnia e que variam em tamanho de 2,6 a 249 km^2. Em diferentes ocasiões ao longo de um período de aproximadamente 80 anos, os pesquisadores estudaram o número de casais reprodutores de diferentes espécies e as taxas de extinção das populações em determinadas ilhas. Eles categorizaram as populações das espécies por tamanho com base no número de casais reprodutores que contaram e, em seguida, determinaram a probabilidade de extinção para as populações de cada categoria de tamanho. Como mostrado na Figura 13.13, as populações menores apresentaram a mais alta probabilidade de extinção; e as maiores, a mais baixa probabilidade. Padrões similares foram observados em muitos outros grupos de animais, incluindo mamíferos, répteis e anfíbios.

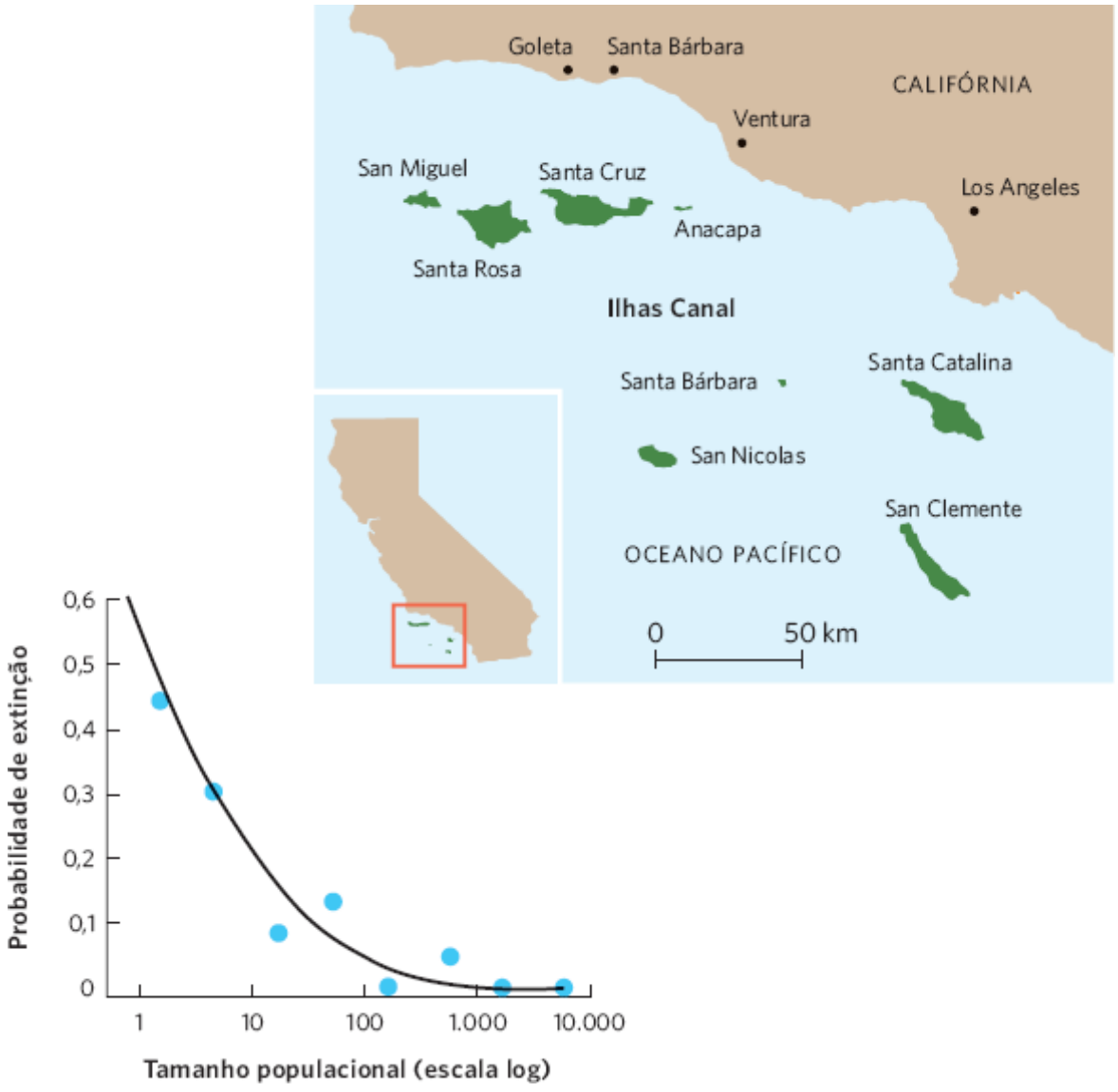


Figura 13.13 Populações menores e a probabilidade de extinção. Populações de aves nas ilhas Canal na costa da Califórnia foram medidas em termos do número de casais reprodutores. As ilhas com tamanhos populacionais maiores apresentaram redução da probabilidade de extinção ao longo de um período de 80 anos. (Dados de Jones HL, Diamond JM. Short-time-based studies of turnover in breeding bird populations on the California Channel Islands. *Condor* 1976; 78: 526-549.)

O aumento da taxa de extinção de populações pequenas também é observado em plantas. Por exemplo, pesquisadores na Alemanha examinaram a persistência de 359 populações de plantas que incluíam oito espécies diferentes. Em 1986, eles contaram o número de indivíduos em cada população e, 10 anos mais tarde, descobriram que 27% das populações haviam sido extintas. Conforme pode ser observado na Figura 13.14, quando os pesquisadores dividiram as populações em seis classes diferentes de tamanhos e obtiveram a média das taxas de extinção entre as oito espécies, descobriram que a probabilidade de extinção era alta para populações menores e baixa para as maiores.

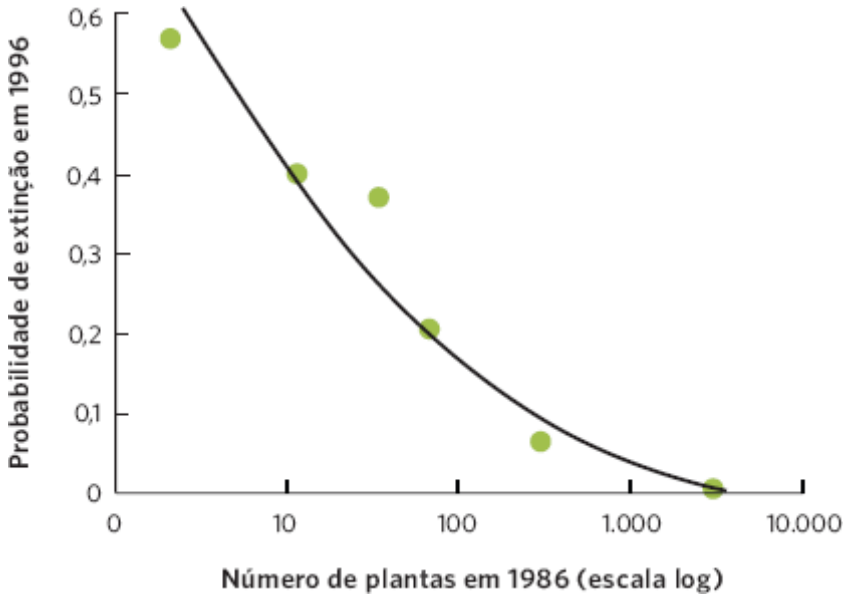


Figura 13.14 Probabilidade de extinção de populações de plantas. Pesquisadores analisaram 359 populações de plantas na Alemanha em 1986 e novamente em 1996. Em seguida, classificaram as populações em seis categorias e calcularam a taxa média de extinção para seis espécies. Eles observaram que as populações com as mais baixas quantidades de indivíduos apresentaram a mais alta probabilidade de extinção ao longo de um período de 10 anos. (Dados de Matthies D *et al.* Population size and the risk of local extinction: Empirical evidence from rare plants. *Oikos* 2004; 105: 481-488.)

EXTINÇÃO DEVIDO À VARIAÇÃO NAS TAXAS DE CRESCIMENTO POPULACIONAL

Observamos que há maior probabilidade de extinção das populações quando elas são pequenas. No entanto, os modelos de população dependentes da densidade que examinamos mostram que populações pequenas têm taxas de crescimento mais rápidas que populações grandes. Isso sugere que uma população pequena deve se recuperar rapidamente e crescer até se tornar uma população maior. Com esse raciocínio, as populações pequenas deveriam ser resistentes à extinção. Como podemos resolver a diferença fundamental entre esses modelos e as nossas observações das populações reais?

Os modelos que estudamos até este ponto presumiram uma única taxa de natalidade e taxa de mortalidade para cada indivíduo na população. Quando um modelo é projetado para prever um resultado sem considerar a variação aleatória na taxa de crescimento populacional, dizemos que é um **modelo determinístico**. Embora seja mais fácil trabalhar com os modelos determinísticos, nem todo indivíduo no mundo real tem a mesma taxa de natalidade ou a mesma probabilidade de morte. Em vez disso, tendo em vista que observamos uma variação aleatória entre os indivíduos em uma população, a taxa de crescimento não é constante; ela pode variar ao longo do tempo. Os modelos que incorporam a variação aleatória na taxa de crescimento populacional são conhecidos como **modelos estocásticos**. Quando a variação aleatória nas taxas de natalidade e mortalidade ocorre em decorrência de diferenças entre os indivíduos e não de alterações no ambiente, ela é denominada **aleatoriedade demográfica**. Contrariamente, quando a variação aleatória nas taxas de natalidade e mortalidade ocorre em virtude de alterações nas condições ambientais, ela é denominada **aleatoriedade ambiental**. Exemplos de aleatoriedade ambiental incluem alterações no clima (que podem causar pequenas alterações na taxa de crescimento de uma população) e desastres naturais (que podem causar grandes alterações na taxa de crescimento).

Quando utilizamos os modelos estocásticos, existe uma taxa de crescimento média, com alguma variação em volta da média. A taxa de crescimento real apresentada pela população modelada pode assumir[1] quaisquer dos valores dentro do intervalo dessa variação. Em consequência, a taxa de crescimento de uma população pode estar acima ou abaixo da taxa média. Se uma população passar por uma série de anos com taxas de crescimento acima da média, ela apresentará crescimento mais rápido. Se passar por uma série de anos com taxas de crescimento abaixo da média, apresentará crescimento mais lento. O que de fato acontece é determinado estritamente pelo acaso.

Pode-se começar a considerar a aleatoriedade adicionando-a ao modelo de crescimento exponencial discutido no Capítulo 12. Por exemplo, podemos estabelecer a taxa de natalidade e a de mortalidade em 0,5, que são valores razoáveis para a mortalidade adulta e o recrutamento em uma população de vertebrados terrestres. É possível deixar as populações variarem acima e abaixo dessas taxas de natalidade e mortalidade médias aleatoriamente. Quando uma população apresenta aleatoriamente anos de taxas de natalidade baixas ou taxas de mortalidade altas, é mais provável que se extinga. Uma série de anos ruins pode levar a uma extinção mais rápida em populações pequenas que em populações grandes. Além disso, em um determinado tamanho populacional, à medida que o tempo passa, há aumento na probabilidade de que a população passará uma série de anos de crescimento baixo e se extinguirá. Podemos observar o efeito do tamanho populacional e do tempo sobre a probabilidade média de extinção na Figura 13.15. Por exemplo, em uma população com 10 indivíduos, a

probabilidade média de extinção em 10 anos é 0,16; a probabilidade média de extinção em 100 anos é 0,82; e a extinção torna-se virtualmente certa (0,98) em 1.000 anos. Contrariamente, uma população com tamanho inicial de 1.000 apresenta probabilidade média de extinção de apenas 0,18 em 1.000 anos. Ao adicionar a realidade da aleatoriedade aos nossos modelos populacionais, observamos que, embora populações de qualquer tamanho finalmente apresentem alguma chance de extinção, as populações menores enfrentam o maior risco de extinção.

Modelo determinístico Modelo projetado para prever um resultado sem considerar a variação aleatória na taxa de crescimento populacional.

Modelo estocástico Modelo que incorpora a variação aleatória na taxa de crescimento populacional.

Aleatoriedade demográfica Variação nas taxas de natalidade e mortalidade devido às diferenças aleatórias entre os indivíduos.

Aleatoriedade ambiental Variação nas taxas de natalidade e mortalidade devido às variações aleatórias nas condições ambientais.

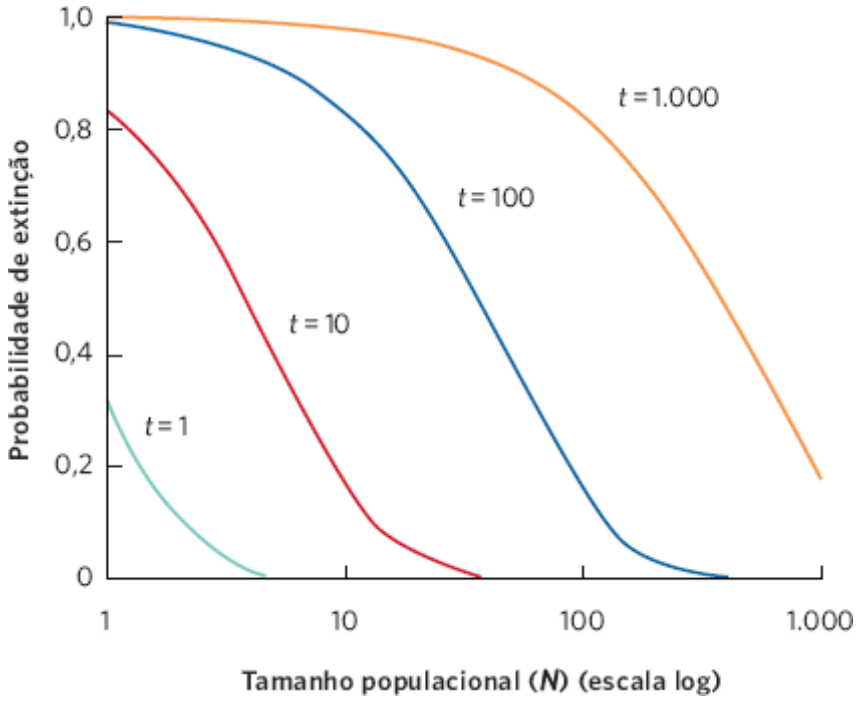


Figura 13.15 Probabilidade de extinção em um modelo populacional. Com a utilização de um modelo de crescimento exponencial e taxas estocásticas de natalidade e mortalidade, a probabilidade média de extinção aumenta com a diminuição dos tamanhos populacionais (*N*) e tempos mais longos no futuro (*t*).

As metapopulações são compostas de subpopulações que podem apresentar uma dinâmica populacional independente em lugares diferentes

Consideramos a dinâmica populacional ao longo do tempo, mas a dinâmica populacional também ocorre no espaço. Seja na terra ou na água, as espécies que apresentam uma abrangência geográfica determinada geralmente são subdivididas em subpopulações menores. Isso ocorre porque o *habitat* preferido não é contínuo, mas ocorre como manchas de *habitat* adequado, circundadas por uma matriz de *habitat* inadequado. Quando os indivíduos conseguem se movimentar entre as manchas, consideramos a coleção de subpopulações como uma metapopulação, um conceito que introduzimos pela primeira vez no Capítulo 11. O exemplo dos lagartos-de-colar no Capítulo 11 envolveu uma metapopulação que não vivia por toda a floresta, mas sim em clareiras, onde ela experimentava temperaturas mais favoráveis e um suprimento de alimentos mais abundante. Nesta seção, examinaremos por que as populações são divididas em metapopulações e revisaremos os três tipos de modelos de metapopulação. Em seguida, examinaremos os estudos de metapopulações reais na natureza.

NATUREZA FRAGMENTADA DOS HABITATS

As metapopulações ocorrem quando um *habitat* é fragmentado. Um bom exemplo é a existência de alagados localizados como pontos na paisagem de muitas partes da América do Norte (Figura 13.16). Cada alagado contém populações de muitas espécies diferentes de anfíbios, crustáceos, caracóis e plantas aquáticas. O *habitat* terrestre localizado entre esses alagados geralmente é inóspito para esses organismos, ainda que os indivíduos de muitas espécies sejam capazes de se

dispersar por essas regiões intermediárias para chegar até outro alagado. Como se pode imaginar, a intensidade de movimentação entre os alagados depende da distância entre os alagados vizinhos e quão longe e rápido um indivíduo consegue se movimentar.

As metapopulações também ocorrem em consequência de atividades humanas, tais como desmatamento, drenagem de alagados e construção de estradas, construção de casas e propriedades comerciais – todas contribuindo para a fragmentação dos grandes *habitats* em diversos *habitats* menores (Figura 13.17). Tendo em vista que os *habitats* pequenos representam apenas fragmentos do original, nos referimos a esse processo como **fragmentação de *habitats***. *Habitats* pequenos geralmente suportam populações pequenas, as quais, conforme observamos, são propensas à extinção. Contudo, um grupo de populações pequenas interconectadas pela dispersão ocasional apresenta uma dinâmica única. Embora alguns fragmentos de *habitat* sofram extinções de suas subpopulações, outros são colonizados por dispersores que formam novas subpopulações. Essa combinação de extinções equilibradas por colonizações possibilita que a metapopulação persista ao longo do tempo.

No Capítulo 11, foram examinados três tipos diferentes de modelos de metapopulação. O modelo de metapopulação básico assume que todas as manchas de *habitat* sejam iguais em qualidade e que a matriz do *habitat* entre as manchas é inóspita. O modelo de metapopulação de fonte-sumidouro é construído sobre o modelo básico, mas incorpora o fato de que as manchas de *habitat* diferem em qualidade. As manchas de alta qualidade são conhecidas como *fontes*, tendo em vista que produzem altas quantidades de indivíduos que conseguem se dispersar para outras manchas. Por outro lado, manchas de baixa qualidade são conhecidas como *sumidouros*, tendo em vista que produzem poucos indivíduos e dependem da chegada de dispersores de outras manchas para evitar que a subpopulação venha a se extinguir. O modelo de metapopulação de paisagem é ainda mais realista, visto que ele considera que ambas as manchas e a matriz do *habitat* podem variar em qualidade.

Fragmentação de habitats O processo de dividir *habitats* grandes em diversos *habitats* menores.

Figura 13.16 Alagados em uma paisagem terrestre. Em muitas regiões do mundo, como neste local na Dakota do Norte, os alagados proporcionam manchas de *habitat* que são hospitaleiras para organismos aquáticos, como anfíbios, crustáceos, caracóis e plantas aquáticas. No entanto, o *habitat* terrestre entre os alagados é frequentemente inóspito para esses organismos (Fotografia de Thomas e Pat Leeson/Photo Researchers, Inc.).

Figura 13.17 Fragmentação do habitat em virtude de atividades humanas. Atividades como construção, corte de madeira e agricultura criaram *habitats* fragmentados por todo o mundo. Por exemplo, a paisagem originalmente florestada neste local, em Exmoor, Inglaterra, é atualmente composta por áreas desmatadas com fragmentos de florestas entre as áreas. (Fotografia de Adam Burton/age photostock.)

A dinâmica de uma metapopulação pode conduzir a diversos resultados possíveis. Se as subpopulações trocarem indivíduos raramente, as flutuações na abundância serão independentes entre as subpopulações. Algumas subpopulações aumentarão ao longo de um período de tempo, enquanto outras diminuirão ou permanecerão relativamente constantes. No outro extremo, se as subpopulações estiverem altamente conectadas por indivíduos que frequentemente se movimentam entre as manchas de *habitat*, as subpopulações atuarão como uma grande população, com todas apresentando as mesmas flutuações. Entre esses dois extremos, está o cenário no qual indivíduos ocasionalmente se movimentam entre as manchas de *habitat*, tal como quando animais jovens se dispersam para longe de sua família para encontrar um parceiro. Nesse caso, as flutuações na abundância em uma subpopulação podem influenciar a abundância de outras subpopulações.

MODELO BÁSICO DE DINÂMICA DE METAPOPULAÇÃO

Tendo revisto a estrutura espacial das metapopulações, podemos agora examinar a dinâmica populacional que ocorre nelas. Iniciaremos com o modelo de metapopulação básico que contém diversas premissas simplistas. Embora essas premissas não sejam realistas, elas podem nos ajudar a compreender a dinâmica básica de uma metapopulação.

Nesse modelo, iniciamos com uma população dividida em diversas subpopulações, cada uma ocupando uma mancha de *habitat* distinta. Presumimos que essas manchas são de mesma qualidade, e que, como cada mancha ocupada tem o mesmo tamanho de subpopulação, cada uma fornece o mesmo número de dispersores para as outras manchas.

Para todo o conjunto de manchas de *habitat* que existem, assumiremos que alguma fração delas encontre-se ocupada, e isso será indicado por p. Também assumiremos que existe uma probabilidade fixa de cada mancha se tornar desocupada – ou seja, se extinguir – em um determinado período de tempo, que indicaremos por e. Finalmente, assumiremos que existe uma probabilidade fixa de que cada mancha desocupada possa ser colonizada, o que indicaremos por c. Usando essas variáveis, a proporção de manchas ocupadas quando a colonização e a extinção alcançarem um equilíbrio, conforme indicado por $\hat{p}$, é dada pela seguinte equação:

$$\hat{p} = 1 - \frac{e}{c}$$

Esse modelo básico indica como podemos aumentar o número de manchas de *habitat* ocupadas, o que aumentaria o número total de indivíduos na metapopulação, tendo em vista que cada mancha ocupada assume ter um número igual de indivíduos. Um modo seria proporcionar corredores entre as populações vizinhas, aumentando assim a taxa de colonização,

conforme observamos no caso dos lagartos-de-colar. Um segundo modo para aumentar o número de manchas de *habitat* ocupadas seria diminuir as taxas de extinção ao reduzir as principais causas do declínio da população nas subpopulações.

O conceito da metapopulação é importante para a conservação das espécies ao redor do mundo, à medida que os humanos continuam a fragmentar os *habitats* terrestres e aquáticos. Os modelos e as pesquisas empíricas nos informam que uma chave para preservar as populações ocorre por meio da manutenção de grandes fragmentos de *habitat* sempre que possível, tendo em vista que as populações nesses grandes *habitats* apresentam menor probabilidade de extinção. Quando podemos preservar apenas fragmentos pequenos, é necessário assegurar que os indivíduos possam se dispersar para eles e a partir deles, tal que possam ser colonizados, o que nos ajudará a impedir que subpopulações pequenas e declinantes sejam extintas.

OBSERVAÇÃO DA DINÂMICA DAS METAPOPULAÇÕES NA NATUREZA

O modelo de metapopulação básico indica que uma metapopulação persiste em virtude de um equilíbrio entre a extinção de algumas manchas de *habitat* e a colonização de outras. Embora estas sejam as previsões do modelo, é preciso verificar se esses processos ocorrem na natureza. Um dos estudos mais extensivos sobre as metapopulações foi conduzido com a borboleta fritilária-de-glanville (*Melitaea cinxia*) pelos ecólogos Illka Hanski *et al*. Nas ilhas Åland, da Finlândia, essa borboleta vive em manchas isoladas de pradarias secas (Figura 13.18A). Os pesquisadores observaram 1.600 pradarias adequadas nas ilhas, mas descobriram que somente 12 a 39% dessas manchas estavam ocupadas em qualquer tempo. Ao longo de um período de 9 anos, eles observaram que mais de 100 das manchas ocupadas passaram por extinção a cada ano e mais de 100 das não ocupadas apresentaram colonização. Com base em suas observações, tornou-se claro para os pesquisadores que nenhuma mancha única estava a salvo da extinção, mas que a metapopulação persistia porque as extinções eram compensadas pelas contínuas colonizações.

Para examinar de modo próximo as extinções e as colonizações ao longo do tempo, Hanski *et al*. introduziram populações da fritilária-de-glanville na pequena ilha de Sottungia, na costa da Finlândia. A ilha não continha essa espécie de borboleta, mas continha 20 pradarias que ofereciam um *habitat* adequado. Os pesquisadores introduziram a fritilária-de-glanville em 10 pradarias. Eles monitoraram todas as 20 pradarias durante uma década, a fim de observar a dinâmica da metapopulação que haviam criado. A partir do seu ponto de início de 10 subpopulações, eles observaram grandes flutuações na ocupação das manchas de *habitat* com tempo, como mostrado na Figura 13.18B. Durante o curso de seu estudo, chegaram a ter somente três subpopulações, e até 14 subpopulações. O número de extinções variou de 0 a 12 por ano e o de colonizações, de 0 a 9 ao ano. Nenhuma das 10 subpopulações originais persistiu durante toda a década. Em vez disso, cada subpopulação foi extinta em ocasiões diferentes, e os dispersores de outras manchas, subsequentemente, recolonizaram muitas das manchas de *habitat* que sofreram extinções de suas subpopulações de borboletas. Ao término do experimento de uma década, a metapopulação consistia em 11 subpopulações, o que está bastante próximo das 10 subpopulações iniciais existentes no começo do experimento. Assim, embora tenha havido muitas alterações no nível da subpopulação, a metapopulação persistiu.

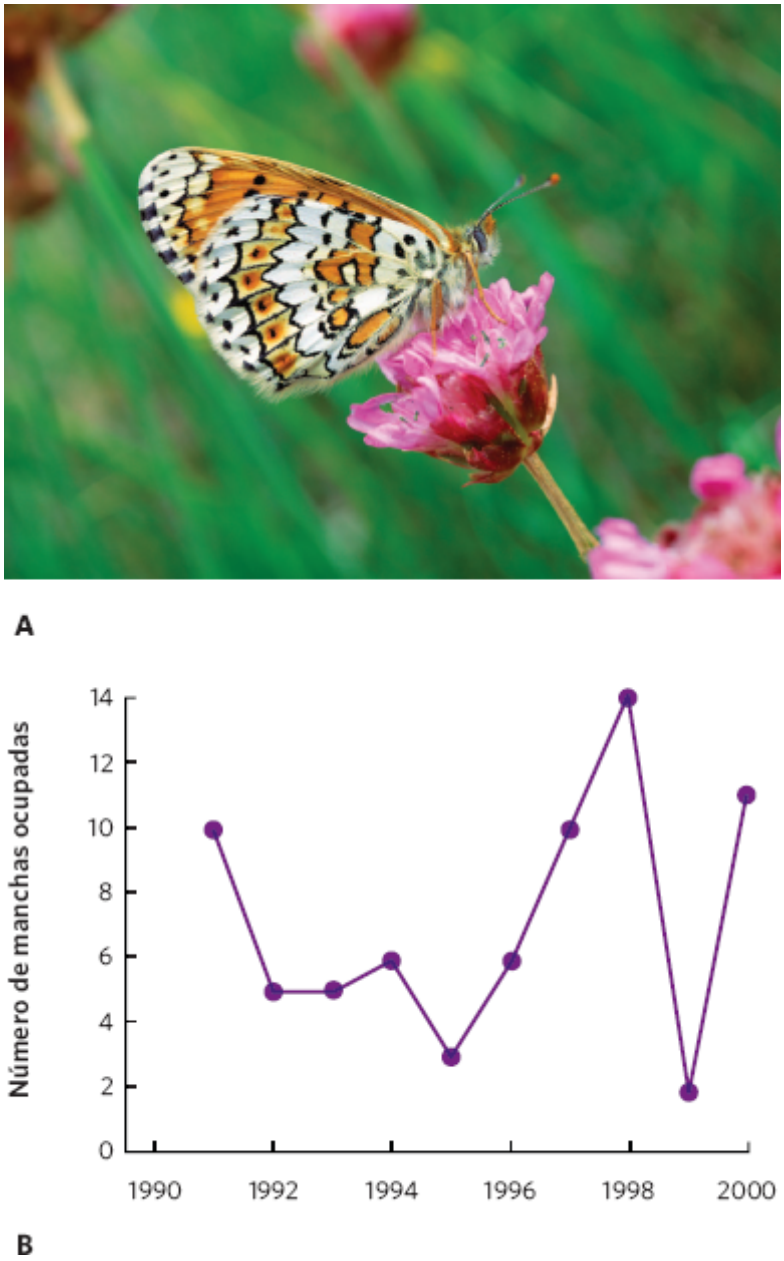


Figura 13.18 Dinâmica da metapopulação de uma borboleta. **A.** A borboleta fritilária-de-glanville vive em pradarias isoladas nas ilhas Åland, da Finlândia. Aqui, as borboletas existem como uma metapopulação. **B.** Na ilha finlandesa de Sottungia, os pesquisadores introduziram borboletas em 10 das 20 pradarias disponíveis. Ao longo do tempo, o número de manchas ocupadas variou de 3 a 14, com ocorrência de extinção de todas as manchas originais e recolonização de algumas delas. Após uma década, a metapopulação era composta de 11 manchas ocupadas, uma quantidade muito próxima de seu número inicial. (Dados de Hanksi I *et al.* Checkerspots and conservation biology. In *On the Wings of Checkerspots*, ed. Ehrlich P, Hansk I. Oxford University Press, 2004. Fotografia de Robert Thompson/naturepl.com.)

A IMPORTÂNCIA DO TAMANHO DA MANCHA E SEU GRAU DE ISOLAMENTO

Observamos que as premissas do modelo básico de dinâmica de metapopulação não explicam as variações encontradas na natureza. Por exemplo, as manchas de *habitat* raramente são iguais em qualidade. Algumas manchas são maiores ou contêm uma densidade maior de recursos necessários para uma população. No sul da Califórnia, por exemplo, a coruja-pintada-da-califórnia (*Strix occidentalis occidentalis*) vive ao longo da costa em pequenos fragmentos de *habitat*. Como mostra a Figura 13.19, esses fragmentos são de tamanhos muito diferentes, e as estimativas de quantas corujas poderiam ser suportadas por cada fragmento varia de 6 a 266. Além disso, é possível notar que nem todas as manchas estão igualmente distantes de todas as outras.

Quando cada mancha em uma metapopulação suporta uma quantidade diferente de indivíduos, esperamos que as manchas pequenas apresentem taxas de extinção mais altas. Em consequência, pequenas manchas apresentam menor probabilidade de serem ocupadas em comparação com as grandes. Ao mesmo tempo, também poderíamos prever que manchas mais distantes têm probabilidade mais baixa de serem ocupadas que as mais próximas. Fazemos essa previsão porque o sucesso da dispersão é função da distância pela qual um indivíduo precisa se dispersar. Portanto, manchas não ocupadas que estão próximas de manchas ocupadas apresentam melhor chance de colonização. Além disso, as subpopulações à beira da extinção podem ser suplementadas pela chegada de dispersores de outras subpopulações. Quando

os dispersores suplementam uma subpopulação em declínio e, desse modo, impedem que a subpopulação seja extinta, denominamos esse fenômeno **efeito de resgate**. Esses dois mecanismos de colonização e o efeito de resgate devem fazer com que manchas menos isoladas apresentem probabilidade mais alta de serem ocupadas em uma metapopulação.

Efeito de resgate Quando dispersores suplementam uma subpopulação em declínio, evitando assim que a subpopulação seja extinta.

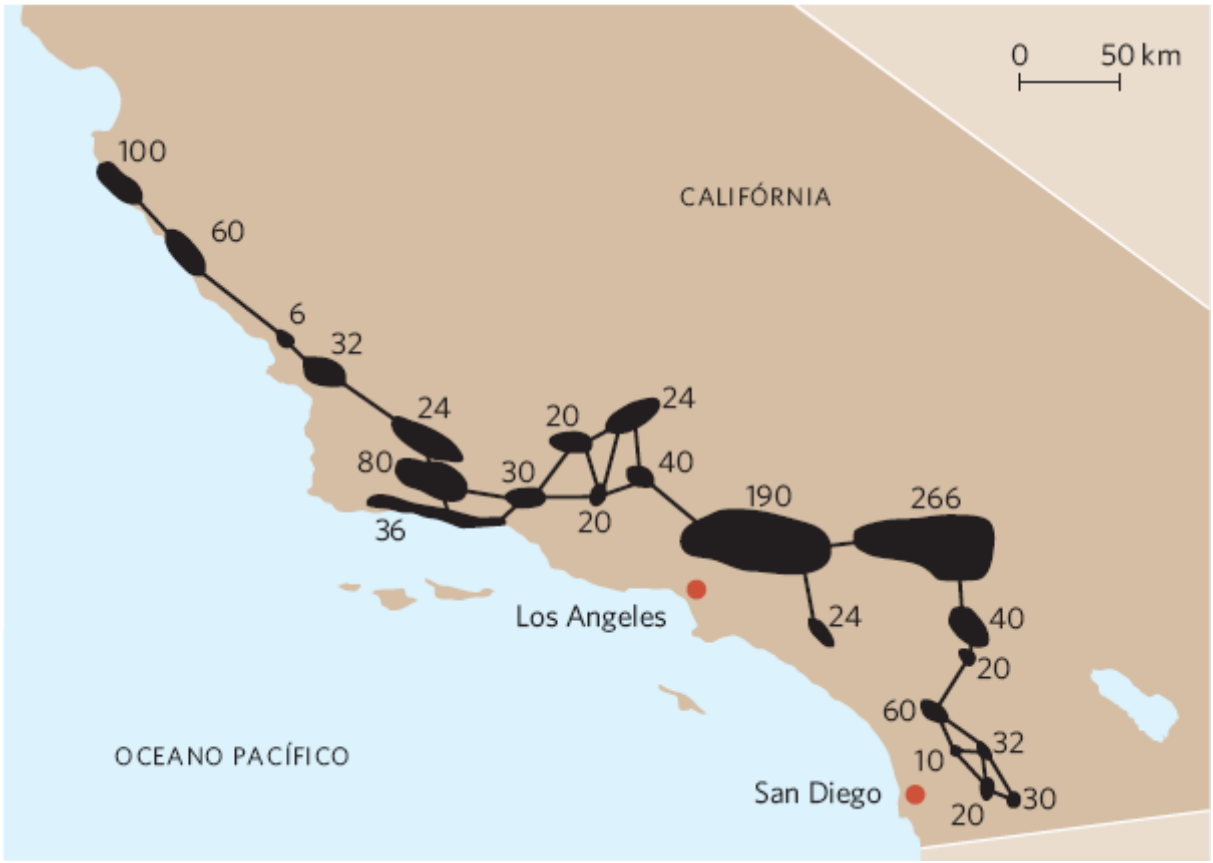


Figura 13.19 Metapopulação da coruja-pintada-da-califórnia. Ao longo da costa do sul da Califórnia, a coruja vive em pequenos fragmentos de *habitat* florestado, conforme indicado pelas regiões em preto. As linhas que conectam as manchas de *habitat* indicam possíveis vias de dispersão das corujas entre as áreas de floresta. Os números próximos de cada mancha indicam as estimativas dos pesquisadores de quantas corujas poderiam viver em cada uma. (Dados de Lahaye WS *et al*. Spotted owl metapopulation dynamics in Southern California. *Journal of Animal Ecology* 1994; 63: 775-785; e Shuford WD, Gardali T. (eds.). *California Bird Species of Special Concern: A ranked assessment of species, subspecies, and distinct populations of birds of immediate conservation concern in California, Studies of Western Birds 1: Western Field Ornithologists*, Camarillo, California, and California Department of Fish and Game, Sacramento, 2008.)

O efeito do tamanho e do isolamento da mancha em sua colonização foi testado usando uma série de ilhas em dois lagos na Finlândia. Pesquisadores analisaram uma grande quantidade de ilhas para determinar quantos indivíduos do musaranho-comum (*Sorex araneus*) viviam em cada uma delas. As ilhas variaram em tamanho de aproximadamente 0,1 a 1.000 ha, e em isolamento de menos que 0,1 a mais de 2 km de outras ilhas ou da costa do lago. Os pesquisadores avaliaram seus dados em termos de tamanho e isolamento da mancha. Como mostrado na Figura 13.20, eles descobriram que os musaranhos apresentavam probabilidade muito menor de ocupar as ilhas menores e as mais isoladas.

Foram observados padrões similares em outras espécies e em outras partes do mundo. Na Bretanha, por exemplo, coelhos que se alimentam intensamente em campos calcários e as borboletas *skipper* (*Hesperia comma*) preferem viver nessas áreas intensamente pastadas. As manchas de campo variaram de aproximadamente 0,01 a 10 ha em área, e as distâncias entre as manchas variaram de 0,02 a 100 km. Os pesquisadores examinaram quais manchas as borboletas

ocupavam. Ao examinar seus dados na Figura 13.21, é possível observar que as manchas maiores e menos isoladas foram ocupadas, enquanto as menores e mais isoladas não foram. Conforme veremos no Capítulo 22, o tamanho e o isolamento da mancha não são importantes apenas para a metapopulação de uma espécie, mas também para o número total de espécies que encontramos em ilhas de *habitat*.

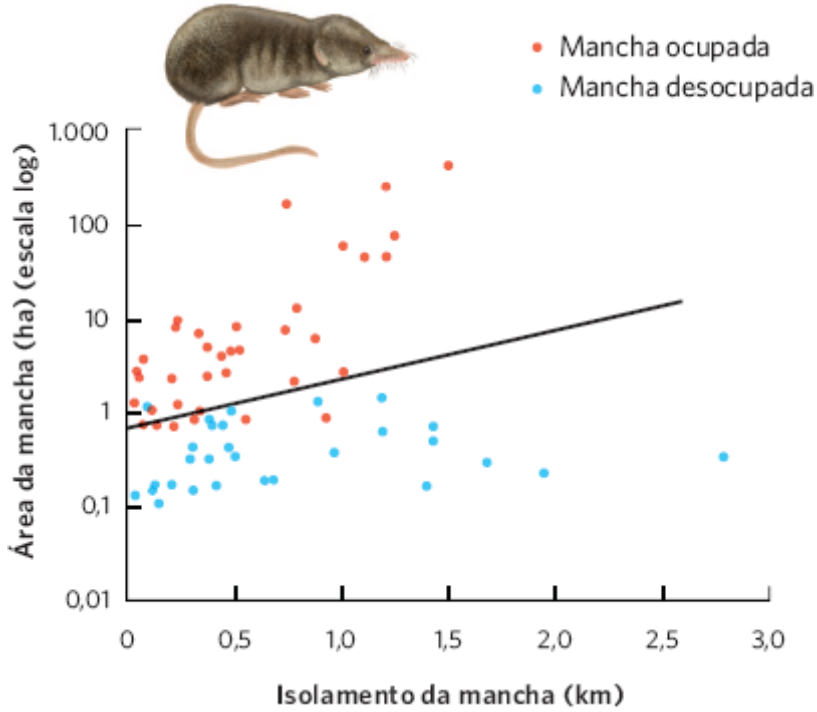


Figura 13.20 Efeitos do tamanho e do isolamento da mancha em sua ocupação pelo musaranho-comum. O musaranho apresentou probabilidade muito menor de ocupar as manchas pequenas e mais isoladas. (Dados de Peltonen A, Hanski I. Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. *Ecology* 1991; 72: 1698-1708.)

Por todo este capítulo examinamos como as populações variam no tempo e no espaço. As flutuações ao longo do tempo são bastante comuns na natureza e algumas dessas flutuações apresentam padrões cíclicos devido à dependência tardia da densidade. Todas as populações apresentam alguma chance de se tornarem extintas quando é proporcionado tempo suficiente, mas as populações menores enfrentam risco muito mais alto de extinção em virtude da aleatoriedade demográfica e ambiental. Essa dinâmica populacional ao longo do tempo pode ser compensada pela dinâmica populacional no espaço, conforme observado em metapopulações nas quais fragmentos de *habitat* podem passar por extinções e colonizações ao longo do tempo, de modo que possibilite a persistência de toda a metapopulação. Conforme observaremos adiante, em "A recuperação do furão-de-pés-pretos", o entendimento dessa relação da dinâmica populacional ao longo do tempo e do espaço pode ser crítico para retirar as espécies da beira da extinção.

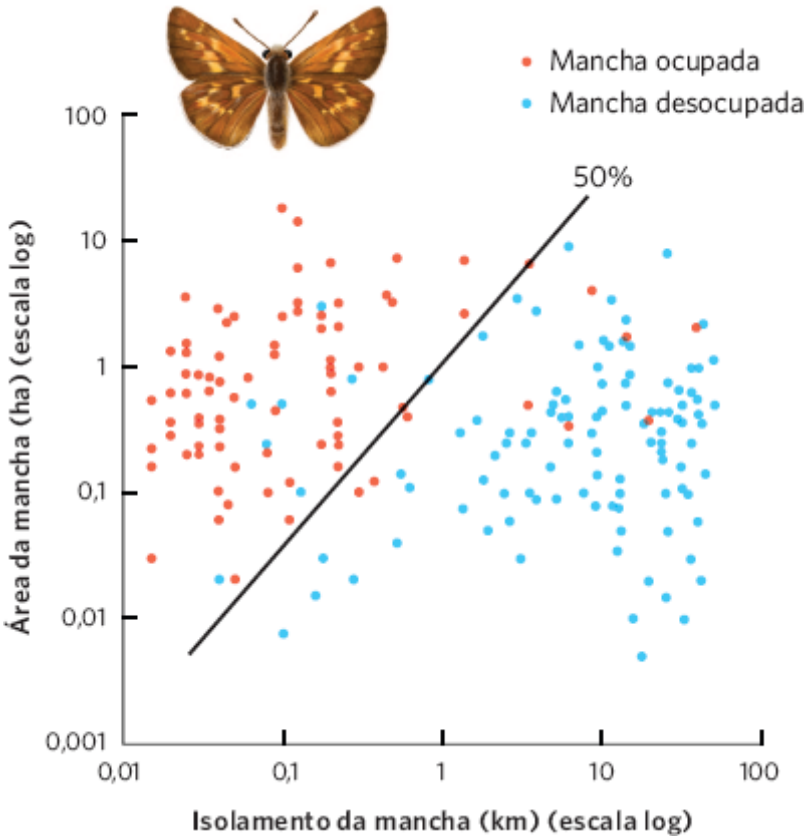


Figura 13.21 Ocupação por borboletas de manchas de habitat que diferem em tamanho e isolamento. A borboleta *skipper* na Bretanha ocupa as manchas maiores de campo e as menos isoladas. A reta indica as combinações de área e isolamento de manchas que correspondem à probabilidade de 50% de ocupação. (Dados de Thomas CD, Jones TM. Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: Lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* 1993; 62: 472-481.)

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

A RECUPERAÇÃO DO FURÃO-DE-PÉS-PRETOS

Furões-de-pés-pretos. Uma compreensão sobre como as populações flutuam no tempo e no espaço possibilitou aos cientistas facilitar a recuperação do furão-de-pés-pretos. (Fotografia de Shattil e Rozinski/naturepl.com.)

O furão-de-pés-pretos (*Mustela nigripes*) é um animal esquivo do oeste americano. Como um predador noturno e um membro da família das doninhas, ele se alimenta quase que totalmente de cães-da-pradaria. De fato, um furão médio pode consumir de 125 a 150 cães-da-pradaria ao ano. A vida do furão está conectada de modo tão próximo aos cães-da-pradaria, que ele vive em antigas tocas desses cães, dentro de túneis denominados "cidades de cães-da-pradaria". Historicamente, acredita-se que o furão apresentava uma abrangência geográfica que ia do Texas ao Arizona, e para o norte até a fronteira canadense. Não existem dados de históricos populacionais, mas seus números provavelmente eram da ordem de dezenas de milhares e variavam em relação às abundâncias também flutuantes dos cães-da-pradaria. Na década de 1980, no entanto, acreditava-se que o furão estivesse extinto na vida selvagem.

O declínio do furão-de-pés-pretos ocorreu ao longo de um período de mais de um século. Com a ocupação do oeste no século 19, os fazendeiros converteram uma grande parte do terreno ocupado pelos cães-da-pradaria em terras cultiváveis. Essa perda do *habitat* reduziu substancialmente a capacidade de suporte das terras para os cães-da-pradaria, o que, por sua vez, causou grande declínio na capacidade de suporte dos furões. Na década de 1920, uma campanha de envenenamento das cidades dos cães-da-pradaria foi iniciada para reduzir seu número, porque se pensava que eles competiam com o gado e as ovelhas pela vegetação. Os venenos também mataram os furões, mas eles também morreram em virtude de cinomose canina e peste silvestre. A cinomose é uma doença viral nativa da América do Norte e mortal para os membros da família das doninhas. A peste silvestre é uma doença introduzida na América do Norte a partir da Ásia em 1900, e é altamente letal para os furões. Uma combinação de perda do *habitat*, envenenamento e doenças causou o rápido declínio das populações de cães-da-pradaria e furões.

A situação do furão começou a receber atenção na década de 1960, quando uma pequena população única foi descoberta na Dakota do Sul. Em um movimento para salvar a espécie da extinção, ela foi classificada como uma espécie ameaçada em 1967, o que significava que seriam envidados esforços para promover a recuperação da espécie. Nove animais foram trazidos para o cativeiro para um programa de reprodução. Essa tentativa inicial de reprodução em cativeiro não obteve muito sucesso; nasceram poucos filhotes, mas não sobreviveram mais que alguns poucos dias. Ao mesmo tempo, o *habitat* da Dakota do Sul continuou a se tornar mais fragmentado. À medida que as populações do furão se tornaram menores, ele enfrentou um risco mais alto de extinção devido a fatores estocásticos. De fato, a pequena população de furões na natureza foi extinta em 1974, e o último furão em cativeiro morreu em 1979. Todos acreditavam que o furão estivesse extinto.

Dois anos depois, um relato de que o cão de um fazendeiro havia matado um furão perto da cidade de Meeteetse, em Wyoming, levou à descoberta de uma população de mais de 120 furões vivendo em uma cidade de cães-da-pradaria próxima. No entanto, em 1985, essa população foi infectada pela cinomose canina e pela peste silvestre, e teve início um rápido declínio. Tendo em vista que populações pequenas são propensas à extinção em virtude de fatores estocásticos, os biólogos capturaram os 24 furões remanescentes e os trouxeram para um novo programa de reprodução em cativeiro no Wyoming. Embora apenas 18 dos 24 furões tenham sobrevivido, desta vez, o programa de reprodução em cativeiro obteve tanto sucesso, que programas adicionais foram iniciados em outros locais. Tais locais incluíram diversos zoológicos para a garantia contra uma catástrofe estocástica na instalação do Wyoming.

Seis anos após trazer os furões para o cativeiro, os biólogos começaram a reintroduzir os animais na vida selvagem, na qual os cães-da-pradaria eram abundantes. Nessa ocasião, tendo em vista que o conceito de metapopulação era muito mais bem compreendido, eles optaram por conduzir diversas reintroduções por todo o oeste da América do Norte. Essa estratégia considerou a possibilidade de que algumas subpopulações seriam extintas em decorrência de perda do *habitat*, doenças ou outros fatores estocásticos, e outras subpopulações poderiam persistir e servir como fontes futuras de novas reintroduções. O programa de recuperação tem sido um sucesso incrível. Os furões foram reintroduzidos em 19 locais em todos os EUA, no Canadá e no México, e seu número cresceu dos 18 animais originais que sobreviveram em cativeiro para mais de 1.000 animais atualmente. O seu sucesso reflete um tremendo esforço por parte dos cientistas, que trabalharam para identificar e melhorar os fatores que determinam a abundância da população de furões ao longo do tempo e no espaço.

Fontes: Roelle JE *et al*., eds. 2006, Recovery of the black-footed ferret – progress and continuing challenges: U.S.G.S. Scientific Investigations Report 2005-5293, 288 pp.
Robbins J. 2008. Efforts on 2 fronts to save a population of ferrets. *New York Times*, July 15.
Black-footed ferret recovery program. http://blackfootedferret.org/

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **As populações flutuam naturalmente ao longo do tempo.** Isso ocorre porque fatores dependentes e independentes da densidade podem sofrer alteração de um ano para o outro, e de local para local. As magnitudes das flutuações com frequência estão relacionadas com a capacidade de uma espécie de resistir às mudanças no ambiente e às diferenças em suas histórias de vida, incluindo taxas reprodutivas e duração de vida. Em algumas espécies, a população pode superar sua capacidade de suporte e, em seguida, apresentar uma rápida regressão. Em populações que apresentam uma estrutura etária, as flutuações no tamanho da população ao longo do tempo podem ser detectadas por número desproporcional de indivíduos em determinadas classes etárias. Muitas espécies apresentam flutuações cíclicas no tamanho populacional.

■ **A dependência da densidade com retardo de tempo pode tornar as populações inerentemente cíclicas.** A dependência tardia da densidade possibilita que as populações flutuem acima e abaixo da sua capacidade de suporte. A dependência tardia da densidade pode ser incorporada em nossos modelos populacionais ao tornar a taxa de crescimento da população dependente da densidade populacional que ocorreu em algum momento no passado. Com a utilização desses modelos,

observamos que a magnitude das flutuações depende do produto da taxa de crescimento intrínseco (*r*) e do retardo (t). O aumento dos valores crescentes desse produto faz a população passar de uma fase sem oscilações para outra com oscilações amortecidas, até um ciclo limite estável. Experimentos confirmaram que os retardos de tempo devido a reservas de energia ou tempo de desenvolvimento entre os estágios da vida podem causar flutuações cíclicas.

■ **Eventos aleatórios podem fazer pequenas populações se extinguirem.** Populações menores são mais propensas à extinção que populações grandes. Isso ocorre em virtude da aleatoriedade demográfica e ambiental.

■ **As metapopulações são compostas de subpopulações que podem apresentar uma dinâmica populacional independente em lugares diferentes.** As metapopulações existem quando há um *habitat* em pequenos fragmentos, seja naturalmente ou em virtude de atividades humanas. O modelo básico de dinâmica de metapopulação nos informa que as metapopulações persistem em virtude de um equilíbrio entre as extinções em algumas manchas de *habitat* e as colonizações que ocorrem em outras. Embora o modelo básico assuma que todas as manchas são iguais, na verdade, manchas maiores em geral contêm subpopulações maiores, e manchas menos isoladas apresentam maior probabilidade de serem ocupadas em consequência do efeito de resgate e das taxas de recolonização mais altas.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Explique por que as reservas de energia podem fazer uma população apresentar dependência tardia da densidade.

2. Como a estrutura etária de uma população nos informa a respeito das flutuações populacionais ao longo do tempo?

3. Em modelos de dependência tardia da densidade, por que o produto rT determina a magnitude das oscilações populacionais?

4. Explique por que as populações podem ser intrinsicamente cíclicas.

5. Por que a probabilidade de extinção em virtude de processos estocásticos declina à medida que a população aumenta?

6. Compare e confronte a aleatoriedade demográfica e ambiental.

7. Por que a extinção é menos provável em modelos de extinção estocástica que incluem a dependência da densidade do que em modelos que a excluem?

8. Em uma metapopulação, qual é a relação entre a quantidade de dispersão entre subpopulações e a sincronia das flutuações entre elas?

9. Se você estivesse tentando salvar uma espécie ameaçada que vive em uma metapopulação, como você poderia tentar aumentar a proporção de manchas ocupadas?

10. No modelo básico de dinâmica de metapopulação, como o efeito de resgate pode alterar as probabilidades de colonização e extinção?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | EXPLORAÇÃO DO EQUILÍBRIO DO MODELO BÁSICODE METAPOPULAÇÃO

Observamos que o modelo básico de metapopulação nos possibilita calcular a proporção de manchas ocupadas com base nas probabilidades de extinção (*e*) e de colonização (*c*).

1. Com base nas probabilidades de extinção e colonização fornecidas na tabela à direita, complete a tabela.

2. Use um gráfico linear para plotar a relação entre a proporção de manchas ocupadas e a taxa de extinção.

3. No mesmo gráfico, plote a relação entre a proporção de manchas ocupadas e a taxa de colonização.

4. Com base nos dois gráficos lineares, em que momento as taxas de extinção e as taxas de colonização entram em equilíbrio?

VALORES DOS PARÂMETROS DO MODELO BÁSICO DE METAPOPULAÇÃO

PROPORÇÃO DE MANCHAS OCUPADAS p	PROBABILIDADE DE EXTINÇÃO e	TAXA DE EXTINÇÃO $e \times p$	PROBABILIDADE DE COLONIZAÇÃO c	TAXA DE COLONIZAÇÃO $(c \times p) \times (1 - p)$
0,1	0,25		0,50	
0,2	0,25		0,50	
0,3	0,25		0,50	
0,4	0,25		0,50	

0,5	0,25		0,50	
0,6	0,25		0,50	
0,7	0,25		0,50	
0,8	0,25		0,50	
0,9	0,25		0,50	
1,0	0,25		0,50	

[1] N.R.T.: Quando um fenômeno ultrapassa um determinado limite esperado.

[2] N.R.T.: No original, *die-off*.

[1]N.R.T. No sentido matemático do termo.

CAPÍTULO 14

Predação e Herbivoria

Lince-canadense e uma lebre-da-neve. Durante quase 100 anos, ecólogos têm examinado as flutuações regulares nas populações dessas espécies para determinar as causas. (Fotografia de Tom & Pat Leeson.)

O Mistério Secular do Lince e da Lebre

Durante séculos, naturalistas, caçadores e indivíduos que montam armadilhas observaram que as populações de muitas espécies apresentam, com frequência, grandes flutuações e que algumas espécies flutuam em intervalos regulares. Em 1924, o ecólogo Charles Elton dirigiu sua atenção para as flutuações populacionais regulares em muitas espécies de animais de altas altitudes no Canadá, na Escandinávia e na Sibéria. Em particular, ele enfocou nas lebres-da-neve (*Lepus americanus*) e no lince-canadense (*Lynx canadensis*). Elton examinou os dados que haviam sido compilados da Companhia Hudson's Bay, uma empresa canadense que comprava peles de caçadores há mais de 70 anos. Ele assumiu que a quantidade de peles adquiridas ao longo do tempo refletia a abundância das duas espécies. Elton e seus colegas ecólogos ficaram fascinados com os ciclos regulares de alta e baixa densidade entre as populações de linces e lebres que ocorriam aproximadamente a cada 10 anos. Os ciclos de 10 anos na abundância de linces e lebres estavam claros, mas os mecanismos que causavam tais ciclos haviam sido debatidos durante quase um século.

“Os ciclos de 10 anos na abundância de linces e lebres estavam claros, mas os mecanismos que causavam tais ciclos haviam sido debatidos durante quase um século.”

Houve numerosas hipóteses para esses ciclos de 10 anos. Quando Elton escreveu seu artigo clássico, alguns biólogos formularam a hipótese de que os animais apresentavam um “ritmo fisiológico” que fazia com que os linces e as lebres se reproduzissem de modo abundante em alguns anos e pouco em outros. Elton rejeitou essa hipótese, visto que era muito improvável que um determinado ritmo estivesse sincronizado para todos os indivíduos de diferentes idades e disseminado em vastas regiões. Em vez disso, ele preferiu uma explicação relacionada com o ciclo de 9 a 13 anos de manchas solares, que são períodos de aumento da atividade solar. Se o ciclo de manchas solares pudesse afetar substancialmente o clima e, portanto, as condições de crescimento das plantas que as lebres consumiam, isso poderia explicar os ciclos das lebres. Acreditava-se que o ciclo do lince, que ocorria aproximadamente 2 anos depois do ciclo da lebre, refletisse o fato de que o lince consome principalmente lebres. Quando as lebres estão abundantes, os linces têm mais alimento e, portanto, se reproduzem mais nos anos subsequentes; no entanto, quando as lebres são raras, os linces se reproduzem pouco e muitos deles sofrem de inanição, o que causa o declínio da população de linces.

Desde o trabalho original de Elton, ecólogos determinaram que, embora o ciclo de manchas solares apresentasse duração similar à do ciclo das lebres, isso nunca se combinou muito bem com este ciclo. Eles também não puderam encontrar um mecanismo direcionado pelo clima que conectasse o ciclo das manchas solares ao ciclo das lebres. Com a eliminação dessa hipótese, os pesquisadores voltaram a sua atenção para a competição e a predação. Durante muitas décadas, um debate intenso se concentrou na possibilidade de que os ciclos das lebres fossem causados pelo fato de as lebres excederem a sua capacidade de suporte, o que poderia explicar a observação de que a reprodução das lebres declina à medida que sua população cresce. Outra hipótese sugeria que a predação pelos linces causava os ciclos. Quando os linces ficavam raros, as lebres sobreviviam melhor. À medida que os linces se tornaram mais numerosos, começavam a consumir as lebres mais rapidamente que estas conseguissem se reproduzir, causando, assim, o declínio da população de lebres.

Parecia ser impossível determinar a resposta sem conduzir alguns experimentos. De 1976 a 1985, um grande experimento manipulou a presença ou a ausência do suprimento alimentar para as lebres. Embora um suprimento adicional de alimento aumentasse a capacidade de suporte para a população de lebres, ela ainda apresentava ciclos em sincronia com as populações que não eram alimentadas. Isso sugeriu que a população de lebres não declina em virtude de uma ausência de alimentos. Contudo, se as lebres não sofrem com ausência de alimentos, por que a sua taxa de reprodução declina em mais altas densidades?

Em um experimento subsequente, pesquisadores construíram grandes cercas, de modo que pudessem manipular a presença ou a ausência tanto de suprimentos alimentares quanto de predação pelo lince. A exclusão dos linces e a adição de alimentos aumentaram o tamanho populacional máximo das lebres, mas as populações de lebres ainda apresentavam ciclos. Contudo, a cerca que excluía o lince não excluía outros predadores, como corujas e falcões, que continuavam a matar as lebres. Entre as lebres que morreram, mais de 90% morreram da predação e poucas de inanição, o que confirmou ainda mais que a predação, e não a disponibilidade de alimentos, contribuía para o declínio cíclico das lebres.

Uma nova ideia surgiu em 2009, quando pesquisadores descobriram que o declínio da taxa de reprodução das lebres sob altas densidades é causado por altas densidades de predadores, que induzem níveis altos de estresse nas lebres. Finalmente, o estresse da ameaça de predação se torna tão alto, que as lebres sofrem redução da reprodução. Após o declínio da população de lebres, há muito poucos predadores, de modo que o nível de estresse é fortemente reduzido e sua reprodução retorna a um nível alto. Em resumo, embora a abundância de alimentos possa afetar o número de lebres na população, aparentemente, os ciclos populacionais de linces e lebres podem ser atribuídos a uma combinação de predação direta e aos efeitos indiretos do estresse dos predadores, que causam redução na reprodução das lebres.

A investigação secular do ciclo lince-lebre ilustra que os consumidores e os recursos que eles consomem podem interagir de modos complexos e interessantes. Neste capítulo, examinaremos como os predadores e os herbívoros podem afetar as populações das espécies que consomem, incluindo o modo como a abundância de populações de predadores e de presas pode apresentar ciclos ao longo do tempo, como os consumidores capturam suas presas e como as presas se defendem deles.

Fontes: Elton CS. Periodic fluctuations in the numbers of animals: Their causes and effects. *British Journal of Experimental Biology* 1924;2: 119-163.
Scheriff MJ. The sensitive hare: Sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology* 2009;78: 1249-1258.
Krebs CJ. Of lemmings and snowshoe hares: The ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society B.* 2011;278: 481-489.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Predadores e herbívoros podem limitar a abundância das populações.
- Populações de consumidores e populações consumidas flutuam em ciclos regulares.

■ A predação e a herbivoria favorecem a evolução das defesas.

▶ A maioria das espécies consome recursos e atua como um recurso para o consumo por outras espécies. Por exemplo, plantas e algas consomem nutrientes, água e luz; esses recursos possibilitam que as plantas e as algas realizem a fotossíntese e cresçam. Enquanto as plantas e as algas estão vivas, são consumidas por herbívoros, parasitas e patógenos. Após a sua morte, esses produtores são consumidos por detritívoros e decompositores. De modo similar, os animais consomem uma ampla diversidade de outros organismos ao mesmo tempo que estão sujeitos ao consumo por carnívoros, parasitas e patógenos. Após a sua morte, os animais são consumidos por necrófagos, detritívoros e decompositores. Como pode ser observado, um grande número de interações ocorre entre as espécies na natureza. Essas interações, críticas para a composição das espécies em diferentes comunidades, são os assuntos dos próximos quatro capítulos.

Neste capítulo, enfocaremos as interações entre predadores e suas presas e entre herbívoros e produtores. Examinaremos as condições sob as quais os predadores e os herbívoros podem limitar os tamanhos populacionais das espécies que consomem. Também observaremos modelos de predadores e herbívoros para nos ajudar a compreender como as populações desses consumidores flutuam em relação às populações das espécies que consomem. Concluiremos o capítulo explorando como os predadores e os herbívoros favoreceram a evolução das defesas em presas e plantas.

Predadores e herbívoros podem limitar a abundância das populações

As populações são limitadas primordialmente pelo que consomem ou pelo que as consome? Estudos sobre a predação e a herbivoria tentam responder essa questão ao observar se predadores e herbívoros reduzem ou não o tamanho das populações de presas e de produtores até abaixo das capacidades de suporte estabelecidas pelos recursos. A compreensão sobre essas relações é de grande importância prática para aqueles interessados no manejo de pragas das plantações, populações de caça e espécies ameaçadas. Isso também tem implicações de longo alcance nas interações entre as espécies que compartilham recursos – conhecimento que nos ajuda a compreender a estrutura das comunidades ecológicas.

PREDADORES

Como observamos com os linces e as lebres no início deste capítulo, há muito tempo, ecólogos têm permanecido fascinados pelas interações predador-presa. No século passado, pesquisadores observaram repetidamente os grandes efeitos dos predadores sobre as populações de presas na natureza e em experimentos de manipulação. Por exemplo, pesquisadores fizeram um levantamento de 93 ilhas caribenhas e descobriram que as ilhas menores continham aranhas, enquanto as ilhas maiores continham aranhas e lagartos, que são predadores das aranhas. Quando eles compararam a densidade das aranhas nas ilhas com e sem os lagartos predadores, descobriram que as aranhas eram quase 10 vezes mais abundantes nas ilhas sem os lagartos.

Para testar se a predação pelos lagartos era a causa das densidades mais baixas de aranhas, os pesquisadores conduziram um experimento de manipulação em ilhas nas Bahamas que variavam em tamanho de aproximadamente 200 a 4.000 m^2. Eles selecionaram cinco ilhas com lagartos-marrons (*Anolis sagrei*) e cinco ilhas sem lagartos. Nessas 10 ilhas, eles introduziram uma espécie de aranha tecedeira de orbes (*Metepeira datona*) como uma presa que originalmente não se encontrava presente nas ilhas. As aranhas foram introduzidas em duas ocasiões, até um total de 20 aranhas por ilha. Em seguida, eles levantaram as populações de aranhas 4 dias após cada introdução e detectaram densidades de aranhas mais baixas nas ilhas que continham lagartos. Isso sugeriu que a predação pelos lagartos já havia começado a afetar a população de aranhas. Ao longo dos próximos 5 anos, as populações de aranhas que viviam em ilhas sem lagartos se tornaram 10 vezes maiores, como pode ser observado na Figura 14.1. Contrariamente, as populações de aranhas que viviam com os lagartos se tornaram raras ou extintas, o que confirmou que os lagartos predadores reduzem as densidades das aranhas.

Por vezes, a introdução de um predador é o resultado de um acidente. Quando uma espécie é introduzida em uma região do mundo onde ela não existia historicamente, dizemos que a espécie é *introduzida, exótica* ou *não nativa.* Caso a espécie introduzida se propague rapidamente e afete negativamente outras espécies, dizemos que a espécie é *invasora*. Na ilha de Guam, por exemplo, muitas espécies de aves, morcegos e lagartos viviam sem cobras predadoras há milhares de anos. Contudo, em alguma ocasião após a Segunda Guerra Mundial, a cobra arbórea marrom (*Boiga irregularis*) foi acidentalmente introduzida em Guam por navios que transportavam suprimentos (Figura 14.2). Embora a cobra fosse nativa do Pacífico Sul, os animais de Guam não apresentavam um histórico evolutivo de vida com cobras e muitos não dispunham de defesas contra elas. Nos 20 anos seguintes, à medida que a população das cobras arbóreas marrons crescia exponencialmente, houve um efeito significativo e devastador sobre a fauna da ilha. Atualmente, Guam sofreu declínios bruscos ou extinções em nove espécies de aves florestais, todas as três espécies de morcegos e diversas espécies de lagartos.

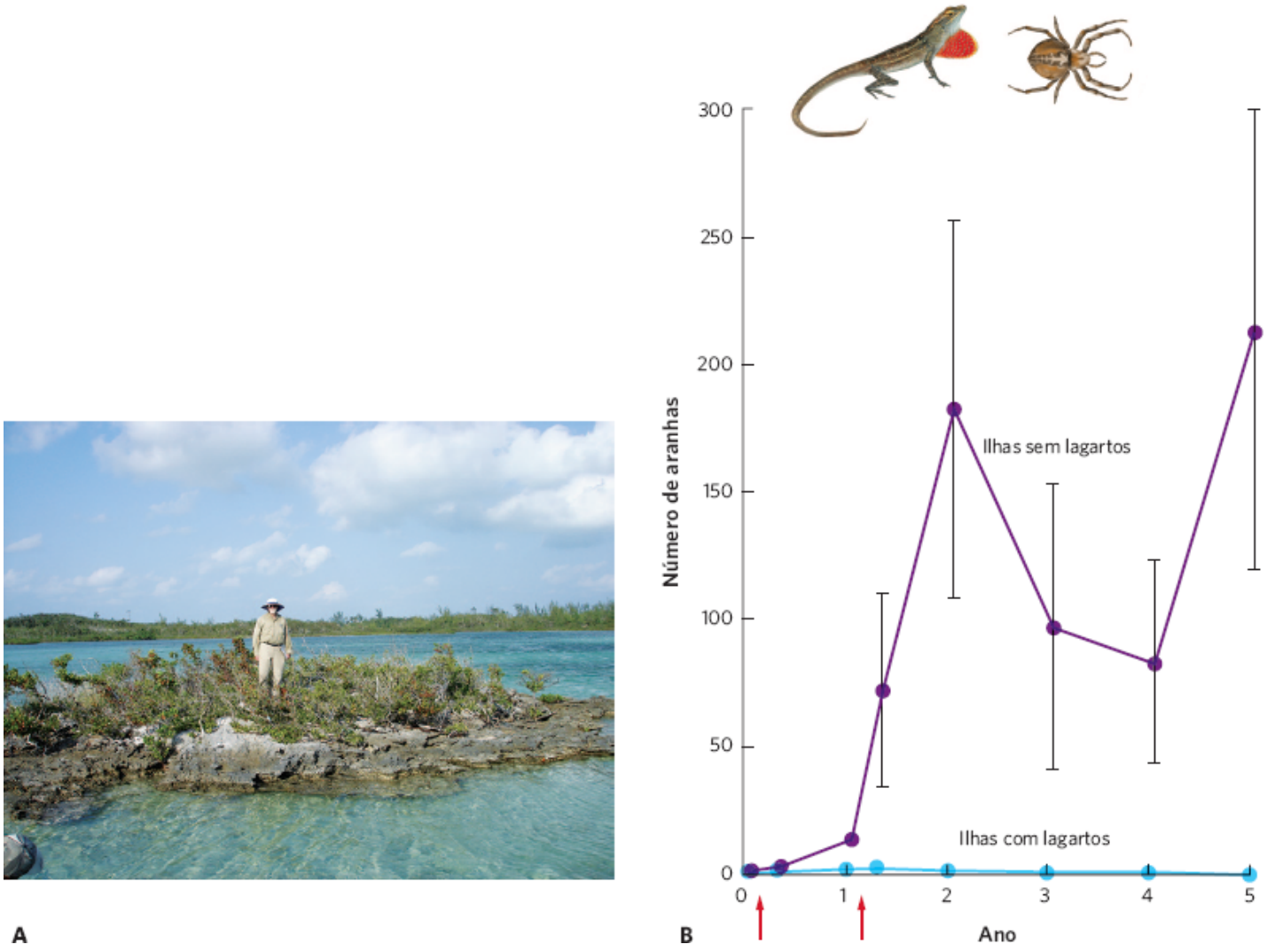


Figura 14.1 Predação de aranhas pelos lagartos. **A.** Nas Bahamas, pesquisadores introduziram um total de 20 aranhas em cada uma das cinco pequenas ilhas com lagartos predadores e em cinco ilhas sem lagartos. **B.** As aranhas foram introduzidas em cada ilha em duas datas, indicadas pelas setas vermelhas. As aranhas se tornaram raras ou ausentes nas ilhas com lagartos, mas aumentaram 10 vezes nas ilhas sem lagartos. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Schoener TW, Spiller DA. Effect of predators and area on invasion: An experiment with island spiders. *Science* 1995;267: 1811-1813. Foto por Jason J. Kolbe.)

Figura 14.2 Cobra arbórea marrom. A introdução dessa cobra na ilha de Guam levou ao declínio e à extinção local de aves, morcegos e lagartos. (Fotografia de John Mitchell/Science Source.)

Como mencionamos no Capítulo 1, os parasitoides representam um tipo único de predador, que vivem dentro dos tecidos de um hospedeiro vivo e os consomem, finalmente matando-o. Assim como muitos outros predadores, os parasitoides também podem limitar a abundância de suas presas. Isso pode ser observado em um exemplo de vespas e insetos de carapaças. A cochonilha-pinta-vermelha da Califórnia (*Aonidiella aurantii*) é uma praga mundial em cultivos de cítricos. Ela se alimenta das folhas e dos frutos das árvores, o que causa muitos prejuízos e torna a fruta não comercializável. Felizmente, uma pequena espécie de vespa parasitoide (*Aphytis melinus*) é capaz de controlar a abundância da cochonilha-pinta-vermelha ao ovipor dentro dos insetos de carapaças e, em última instância, matando-as.

Para demonstrar a magnitude desse controle, pesquisadores na Califórnia mimetizaram um surto de insetos ao adicionar grandes quantidades de insetos de carapaça em quatro árvores. Dez outras árvores com números geralmente baixos de insetos de carapaças atuaram como controles. Os resultados desse experimento podem ser observados na Figura 14.3. Logo após a adição de grandes números de insetos de carapaças, houve aumento significativo no número de vespas jovens e adultas. À medida que as vespas se tornaram mais abundantes, a população daqueles insetos iniciou um rápido declínio. Dentro de alguns poucos meses, a grande população de insetos de carapaças foi reduzida até o mesmo nível observado nas árvores que nunca haviam recebido uma adição experimental de insetos de carapaças. Embora as vespas não tenham sido capazes de eliminar completamente os insetos de carapaças, elas mantiveram a população desses em um nível que afetava minimamente as plantações de cítricos.

MESOPREDADORES

Com frequência, existem dois níveis de predadores nas comunidades ecológicas: *mesopredadores* e *predadores de topo*. Os **mesopredadores**, como coiotes, doninhas e gatos ferais, são carnívoros relativamente pequenos que consomem herbívoros. Contrariamente, os **predadores de topo**, como lobos, leões-da-montanha e tubarões, costumam consumir herbívoros e mesopredadores. Durante toda a história, os predadores de topo interferiram nas atividades humanas, como as atividades de granjas, fazendas, caça e pesca. Para proteger as nossas criações, reduzimos ou eliminamos os predadores de topo mundiais, mas isso trouxe consequências não intencionais. Em 2009, pesquisadores estimaram que o declínio dos predadores de topo na América do Norte havia possibilitado que 60% de todos os mesopredadores expandissem as suas abrangências geográficas.

Mesopredadores Carnívoros relativamente pequenos que consomem herbívoros.

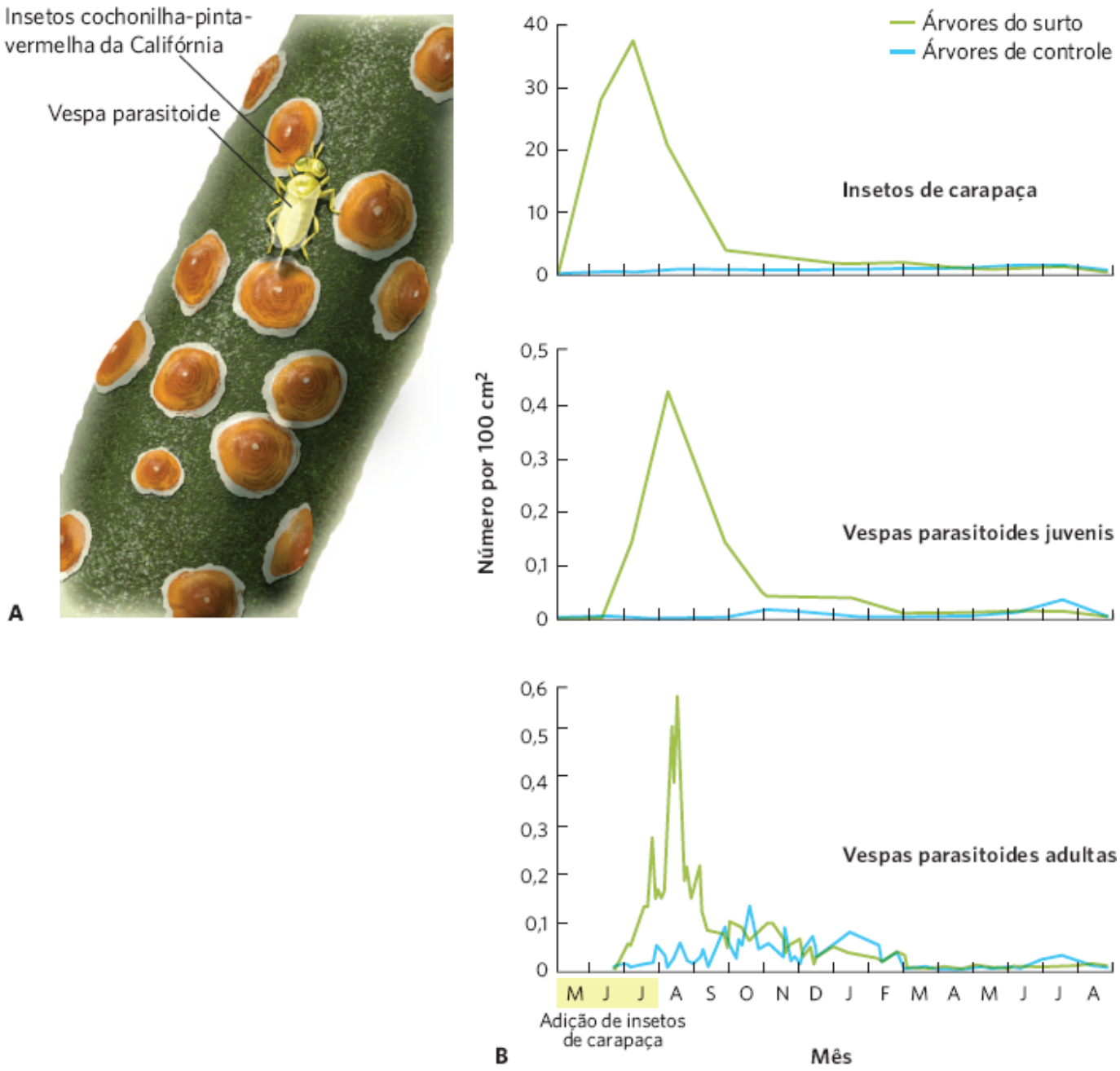


Figura 14.3 Efeitos de um parasitoide sobre as populações de cochonilhas-pinta-vermelha. **A.** A cochonilha-pinta-vermelha da Califórnia, um pequeno inseto com uma carapaça dura, se alimenta da seiva de árvores cítricas e outras plantas. A vespa parasitoide deposita seus ovos sob a carapaça dura do inseto. Quando os ovos eclodem, as larvas lentamente consomem o inseto. **B.** Após a introdução de grandes números de insetos nas árvores (durante os meses indicados pelo sombreado amarelo no eixo *x*), a população de insetos cresceu rapidamente. Logo após a adição dos insetos, o número de vespas parasitoides juvenis e adultas começou a aumentar rapidamente. Esse aumento nas vespas parasitoides causou um subsequente rápido declínio nos insetos. (Dados de Murdoch W *et al*. Host suppression and stability in a parasitoid-host system: Experimental demonstration. *Science* 2005;309: 610-613.)

A expansão na abrangência e abundância de mesopredadores apresentou efeitos dramáticos sobre as presas que consomem. Por exemplo, a redução das populações de tubarões no Oceano Atlântico em virtude da sobrepesca levou a um aumento na arraia gavião-do-mar (*Rhinoptera bonasus*), um mesopredador importante que consome vieiras das baías (*Argopecten irridians*). Isso causou uma grande redução nas vieiras das baías. Em alguns casos, pesquisadores descobriram que os benefícios para os humanos em virtude da remoção de um predador de topo são muito menores que prejuízo imposto por um mesopredador que se torna mais abundante após o declínio do predador de topo. Na Austrália, por exemplo, há muito tempo existe uma campanha para remover os dingos e os cães ferais, visto que eles matam ovelhas. Contudo, a remoção desses predadores de topo causou aumento nas raposas-vermelhas (*Vulpes vulpes*), que também comem ovelhas. O aumento nas raposas-vermelhas causou perda três vezes maior de ovelhas em comparação com o que ocorria quando os dingos e os cães ferais ajudavam a controlar a população de raposas-vermelhas.

HERBÍVOROS

Assim como os predadores, os herbívoros podem apresentar efeitos substanciais sobre as espécies que consomem. Um dos exemplos clássicos é o controle do cacto-de-pera-espinhosa na Austrália. Trata-se de um grupo composto por diversas espécies diferentes nativas da América do Norte e do Sul. No século 19, muitas dessas espécies foram levadas para a Austrália por uma diversidade de motivos, incluindo a utilização como plantas ornamentais e como "cercas vivas" para os pastos. Os cactos se propagaram rapidamente por todo o continente, até o ponto em que dominaram milhares de hectares de pastos. Para combater a propagação do cacto, biólogos, na década de 1920, coletaram mariposas-de-cactos (*Cactoblastis cactorum*) na América do Sul e introduziram as mariposas na Austrália. Essas mariposas são herbívoros naturais do cacto; o estágio de lagarta da mariposa consome uma parte do cacto e os danos causados possibilitam que patógenos infectem as plantas. Como pode ser observado nas fotografias anteriores e posteriores na Figura 14.4, as mariposas reduziram rapidamente o cacto até abundâncias muito baixas. Embora a mariposa não tenha erradicado completamente o cacto (visto que o cacto é capaz de se dispersar até áreas livres de mariposas), atualmente, o cacto-de-pera-espinhosa existe apenas em pequenos bolsões ao redor da Austrália.

Predadores de topo Predadores que geralmente consomem herbívoros e mesopredadores.

A B C

Figura 14.4 Cacto-de-pera-espinhosa na Austrália. Após a importação do cacto a partir da América do Sul até a Austrália, suas quantidades aumentaram dramaticamente. **A.** Para reduzir a abundância do cacto, a mariposa-do-cacto foi introduzida na Austrália, a partir da América do Sul. **B.** Um local em Queensland, Austrália, em 1926, antes da introdução da mariposa. **C.** O mesmo local 3 anos após a introdução da mariposa. (Fotografias de cortesia de (A) USDA/ARS, fotógrafa Peggy Greb; (B) The Alan Fletcher Research Station, Department of Lands, Queensland; e (C) Governo de Queensland.)

Os insetos herbívoros têm sido utilizados de modo similar na América do Norte. Na Califórnia, uma planta conhecida como erva-de-são-joão (*Hypericum perforatum*), que é tóxica para animais de criação, foi acidentalmente introduzida da Europa no início do século 19. Em 1944, a erva daninha havia se propagado ao longo de quase 1 milhão de hectares de terras de pastagem em 30 condados. Na década de 1950, biólogos decidiram introduzir um besouro que se alimenta de folhas (*Chrysolina quadrigemina*), que consumia a erva-de-são-joão na Europa. Após a introdução do besouro, a erva daninha declinou rapidamente em abundância, como pode ser observado na Figura 14.5. Biólogos estimam que o besouro atualmente tenha eliminado 99% da população de erva-de-são-joão na América do Norte.

Os efeitos dos herbívoros são facilmente observados. Por exemplo, quando animais domésticos, como gado ou ovelhas, são criados em densidades muito altas, permanecem poucas plantas vivas. De modo similar, cervos e gansos podem consumir grandes quantidades de plantas. Seu impacto pode ser demonstrado por meio da colocação de cercas em áreas para impedir a pastagem; as áreas cercadas geralmente apresentam maior massa total, ou *biomassa*, de plantas e mais alta composição de plantas que são preferidas pelos herbívoros (Figura 14.6). As espécies de plantas que permanecem nas áreas em que ocorre a pastagem são aquelas que os herbívoros preferem não consumir.

Os efeitos dos herbívoros também ocorrem em *habitats* aquáticos. Em comunidades costeiras rochosas, por exemplo, ouriços-do-mar controlam as populações de algas. Quando pesquisadores conduzem experimentos nos quais eles removem

os ouriços-do-mar de uma área, a biomassa de algas aumenta rapidamente, enquanto a composição das espécies de algas também é alterada. Na presença de ouriços-do-mar, as algas remanescentes são compostas principalmente por aquelas espécies que os ouriços-do-mar não apreciam e aquelas que conseguem suportar a pastagem intensa. Contudo, quando os ouriços-do-mar são removidos, espécies mais palatáveis, como as grandes algas marrons, tornam-se mais abundantes e conseguem se sobrepor às outras espécies de algas. Os referidos estudos demonstram que a influência dos herbívoros sobre a abundância de produtores afeta a composição das espécies de toda a comunidade.

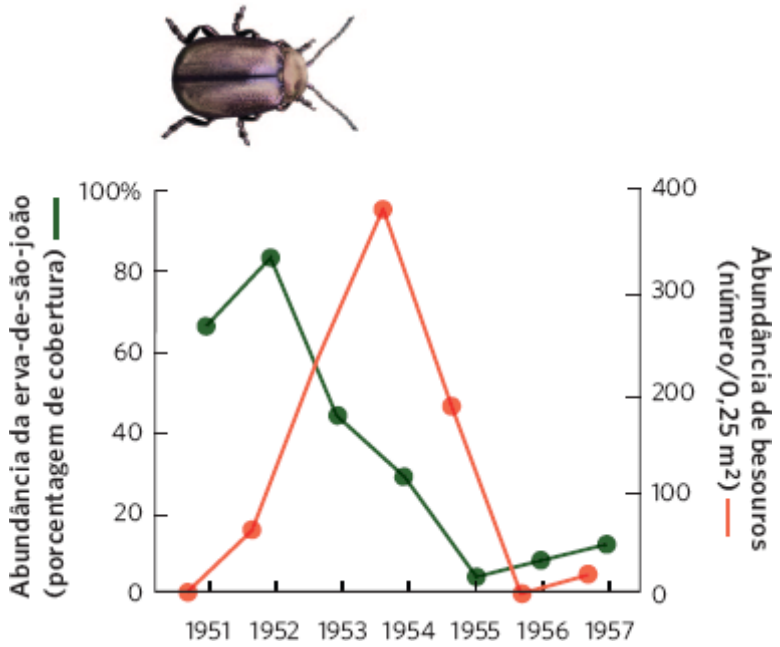


Figura 14.5 Herbivorismo da erva-de-são-joão pelo besouro. Após a introdução de besouros que se alimentam de folhas, a população de besouros inicialmente aumentou e a planta iniciou um rápido declínio. Após o declínio da população de plantas, a população de besouros também declinou. (Dados de Huffaker CB, Kennett CE. A ten-year study of vegetational changes associated with biological control of Klamath weed. *Journal of Range Management* 1959;12: 69-82.)

Figura 14.6 Cercando os cervos do lado de fora. Nesta área fechada aos cervos, na Reserva do Parque Nacional de Gwaii Haanas, Haida Gwaii, BC, Canadá, a eliminação a longo prazo da herbivoria causada pelos cervos possibilitou abundância muito maior de plantas. (Fotografia de Jean-Louis Martin RGIS/CEFE-CNRS.)

Populações de consumidores e populações consumidas flutuam em ciclos regulares

No capítulo anterior, discutimos como as populações podem flutuar ao longo do tempo e no espaço e observamos que algumas populações apresentam ciclos em seu tamanho. No início deste capítulo, introduzimos um estudo dos ciclos populacionais para os linces e as lebres-da-neve. Os dados desse estudo podem ser observados na Figura 14.7. As populações de linces e lebres apresentaram, ambas, ciclos de 9 a 10 anos, com os ciclos dos linces defasados de aproximadamente 2 anos atrás dos ciclos das lebres.

Outros grandes herbívoros nas regiões boreais e de tundras do Canadá – como ratos-almiscarados, tetrazes-de-rufo e pitarmigas – também apresentam ciclos populacionais de 9 a 10 anos. Herbívoros menores, tais como ratos-do-campo, camundongos e lêmingues, tendem a apresentar ciclos de 4 anos. Os estudos de predadores nessas regiões revelaram que alguns deles – incluindo raposas-vermelhas, martas, visões, açores e corujas-de-chifre – se alimentam de herbívoros maiores e apresentam ciclos populacionais longos. Contrariamente, outros predadores – incluindo raposas-do-ártico (*Vulpes lagopus*), bútios-patudos (*Buteo lagopus*) e corujas-das-neves (*Bubo scandiacus*) – se alimentam de pequenos herbívoros e apresentam ciclos populacionais curtos. A sincronia próxima dos ciclos populacionais entre consumidores e as populações que eles consomem sugere que essas oscilações são o resultado de interações entre elas.

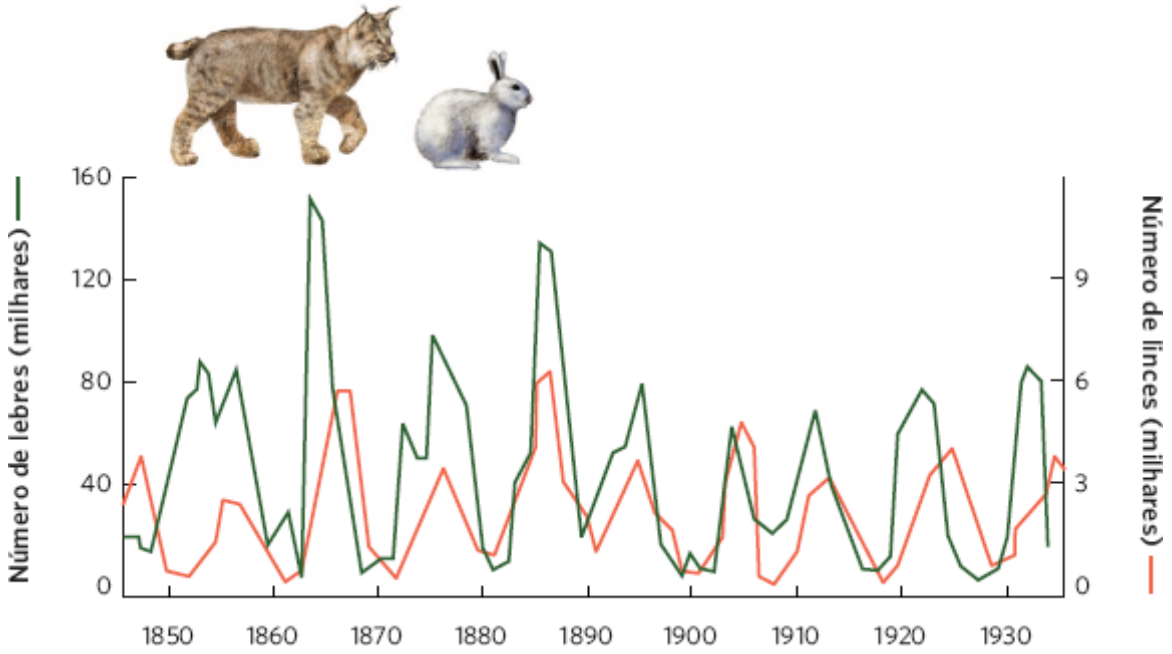


Figura 14.7 Flutuações cíclicas nas populações de lebres-da-neve e linces. Registros da Hudson's Bay Company de peles adquiridas de caçadores demonstram que as populações de lebres e linces passaram por ciclos aproximadamente a cada 10 anos. (Dados de MacLulich DA. *Fluctuations in the number of the varying hare* (*Lepus americanus*), University of Toronto Studies, Biological Series No. 43 (1937).

Para compreender os mecanismos subjacentes dos ciclos de predadores e presas, é útil examiná-los no contexto dos modelos populacionais.

CRIAÇÃO DE CICLOS PREDADOR-PRESAEM LABORATÓRIO

Durante o início do século 20, biólogos se interessaram pela utilização de predadores e patógenos para controlar populações de pragas de plantações e florestas. Um dos pesquisadores líderes nesse esforço foi Carl Huffaker, um biólogo da Universidade da Califórnia em Berkeley, que foi pioneiro no controle biológico de pragas da agricultura. Huffaker buscou compreender as condições que causam a flutuação das populações de predadores e presas. Ele escolheu duas espécies de ácaros que viviam em árvores cítricas: o ácaro-de-seis-pontos (*Eotetranychus sexmaculatus*) era a presa e o ácaro-do-oeste (*Typhlodromus occidentalis*) era o predador. Em uma série de experimentos, ele estabeleceu populações em grandes bandejas que continham laranjas – que eram tanto *habitats* quanto alimentos para a presa – com bolas de borracha entremeadas entre as laranjas, como ilustrado na Figura 14.8. Em cada bandeja, ele variou o número e a distribuição das laranjas.

Na maioria dos experimentos, Huffaker adicionou inicialmente 20 fêmeas de presas por bandeja e, em seguida, introduziu duas predadoras fêmeas 11 dias depois. Como ambas as espécies se reproduzem partenogeneticamente, não foram adicionados machos. Quando as presas foram introduzidas nas bandejas sem predadores, a população de presas se estabilizou entre 5.500 e 8.000 ácaros. Quando os predadores foram adicionados, essa população aumentou rapidamente e

logo exterminou a população de presas. No entanto, sem presas para a sua alimentação, os predadores rapidamente foram extintos. Contudo, demorou mais tempo para que os predadores e as presas fossem extintos quando as laranjas foram posicionadas distantes umas das outras, pois mais tempo foi gasto para que os predadores localizassem as presas. Em resumo, predadores e presas não conseguiram coexistir ao longo do tempo.

Huffaker raciocinou que, se a dispersão dos predadores pudesse ser adicionalmente impedida, as duas espécies poderiam ser capazes de coexistir. Para tanto, ele introduziu barreiras à dispersão dos predadores. Os ácaros predadores se dispersam caminhando, mas os ácaros presas utilizam uma linha de seda que tecem para flutuar nas correntes de vento. Com base nessas diferenças, Huffaker modificou suas bandejas para proporcionar às presas uma vantagem de dispersão ao posicionar um padrão semelhante a um labirinto de barreiras de vaselina entre as laranjas, para retardar a dispersão dos predadores que caminham. Ele também posicionou cavilhas de madeira verticais por todas as bandejas para que os ácaros-de-seis-pontos utilizassem como pontos para saltos. Esse arranjo produziu uma série de três ciclos populacionais durante o experimento de 8 meses, como ilustrado na Figura 14.9. A distribuição dos predadores e das presas pelas bandejas foi continuamente alterada à medida que as presas, que se encontravam no caminho da extinção em uma laranja, recolonizavam outra laranja e permaneciam um passo à frente de seus predadores. Em resumo, Huffaker criou uma metapopulação em laboratório.

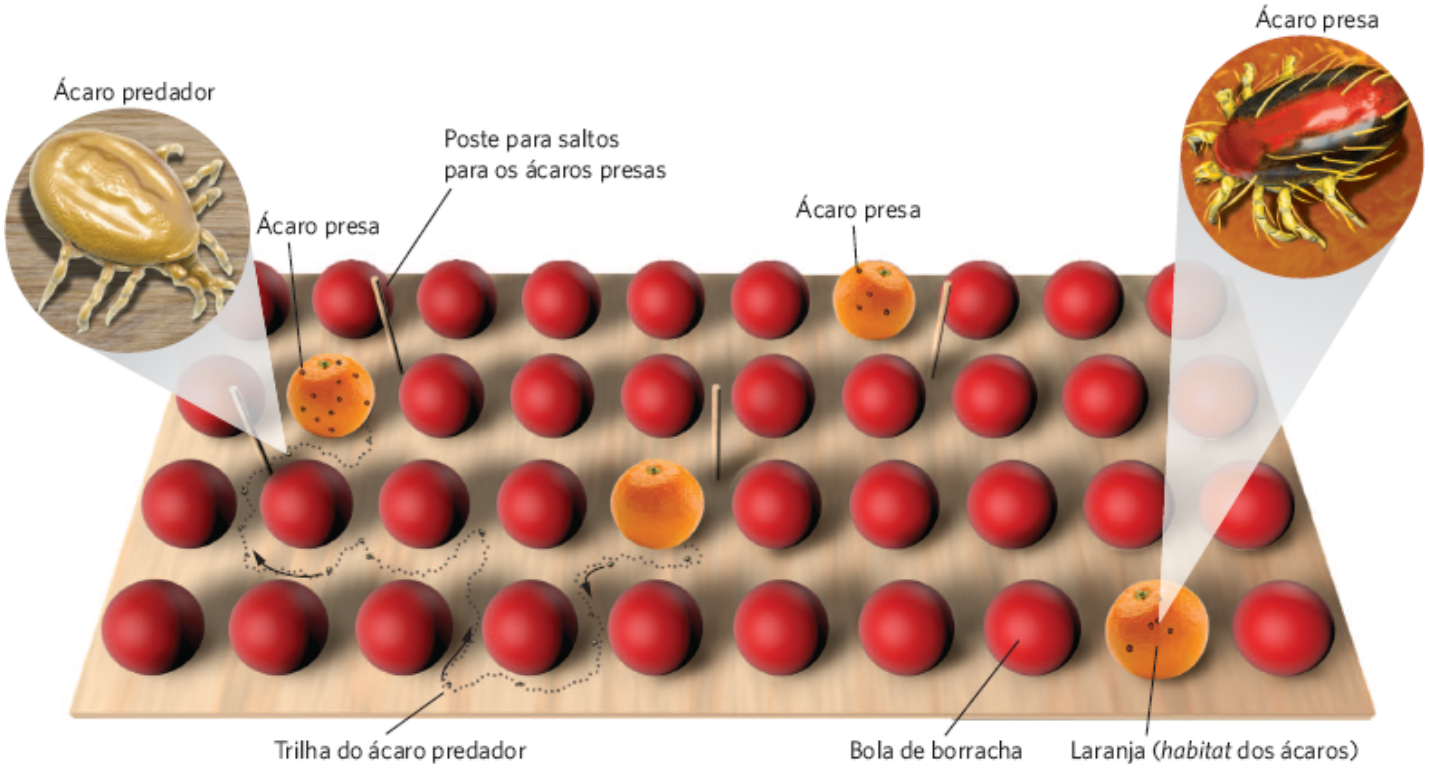


Figura 14.8 Experimento de Huffaker de predadores e presas em laboratório. Para determinar os fatores que causam os ciclos de predadores e presas, Huffaker manipulou o número e a distribuição de laranjas em uma bandeja preenchida por laranjas e bolas de borracha. Ele também adicionou postes nos quais apenas a espécie de presas conseguia subir. As presas saltavam dos postes para colonizar novas laranjas. Como os predadores precisavam caminhar de uma laranja até a outra e evitar as barreiras de vaselina, as presas permaneciam um passo à frente dos predadores.

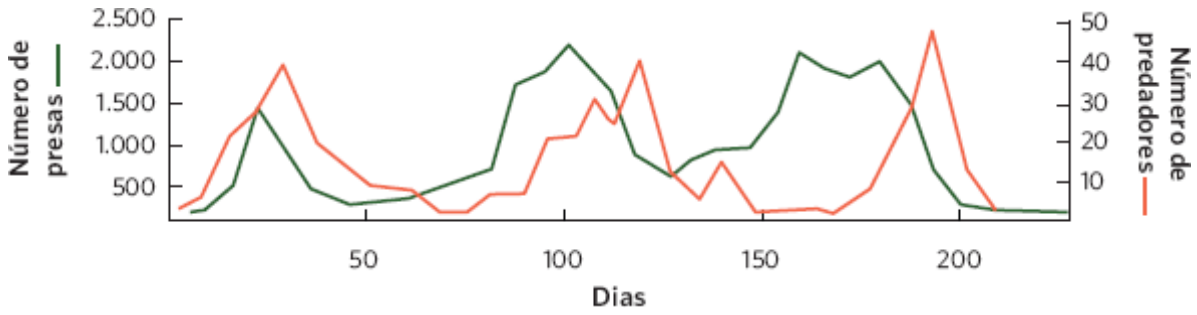


Figura 14.9 Ciclos de predadores e presas em ácaros em laboratório. Quando foi proporcionada à espécie de presas uma vantagem na dispersão, ela pôde colonizar laranjas livres de predadores e evitar a sua extinção. O ciclo da população de predadores ficou defasado da população de presas porque eles precisavam de mais tempo para se dispersar para as laranjas que continham presas e, após encontrá-las, era necessário mais tempo para reprodução. (Dados de Huffaker CB. Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 1958;27: 343-383.)

O experimento de Huffaker demonstrou que predadores e presas não conseguiram coexistir na ausência de refúgios adequados para as presas. No entanto, as populações de predadores e presas puderam coexistir ao longo do tempo em um mosaico espacial de *habitats* adequados que proporcionavam uma vantagem na dispersão para as presas. Dois tipos de retardos de tempo causaram os ciclos populacionais: o resultado da dispersão mais lenta dos predadores entre as áreas de alimentos em comparação com suas presas; e o resultado do tempo necessário para que o número de predadores aumentasse por meio da reprodução. A partir disso, podemos concluir que ciclos populacionais estáveis podem ser alcançados quando o ambiente é suficientemente complexo para que os predadores não consigam encontrar com facilidade as presas escassas.

MODELOS MATEMÁTICOS DE CICLOS PREDADOR-PRESA

Mesmo antes dos experimentos de Huffaker em laboratório sobre os ciclos de predadores e presas, os matemáticos Alfred Lotka e Vito Volterra estavam desenvolvendo modelos de interações de predadores e presas. O **modelo de Lotka-Volterra** incorpora as oscilações nas abundâncias de predadores e presas e mostra que a quantidade de predadores tem uma defasagem em relação à quantidade de suas presas. Ele faz isso ao calcular a taxa de variação na população de presas e a taxa de variação na população de predadores.

Modelo de Lotka-Volterra Um modelo de interações predador-presa que incorpora oscilações nas abundâncias de predadores e presas, e mostra que a quantidade de predadores tem uma defasagem em relação à quantidade de suas presas.

Vamos começar com a população de presas. Seguindo a mesma notação de nossos modelos populacionais do Capítulo 12, designaremos o número de presas como N. Em seguida, o número de predadores como P. Em palavras, a taxa de crescimento da população de presas depende da taxa de indivíduos que são adicionados à população menos a taxa de indivíduos mortos pelos predadores:

$$\frac{dN}{dt} = rN - cNP$$

O primeiro termo nessa equação (rN) representa o crescimento exponencial de uma população de presas com base na taxa de crescimento intrínseco (r), como observamos no Capítulo 12. Por simplicidade, esse termo não inclui dependência da densidade. O segundo termo (cNP) representa a perda de indivíduos em virtude de predação. O modelo assume que a taxa de predação é determinada pela probabilidade de um encontro aleatório entre predadores e presas (NP) e pela probabilidade de que tal encontro leve à captura da presa (c) (pense em c em relação à "eficiência da captura").

Em seguida, voltamos para a população de predadores. A equação em relação à população de predadores é similar àquela em relação à população de presas, no sentido em que apresenta dois termos, um termo que representa a taxa de natalidade da população de predadores e um segundo termo que representa a taxa de mortalidade da população de predadores:

$$\frac{dP}{dt} = acNP - mP$$

O primeiro termo na equação ($acNP$) representa a taxa de natalidade da população de predadores. Ele é determinado pelo número de presas consumidas por população de predadores (cNP), multiplicado pela eficiência do processo de produção de filhotes de predadores em face do consumo de presas (a). O segundo termo (mP) representa a taxa de mortalidade da população de predadores e é determinado pela taxa de mortalidade *per capita* dos predadores (m), multiplicada pelo número de predadores (P).

Alterações nas populações de presas

Podemos utilizar as equações de Lotka-Volterra para determinar as condições que possibilitam que a população de presas se torne estável. Por definição, uma população está estável quando a sua taxa de variação é zero. Podemos escrever isso como:

$$0 = rN - cNP$$

Podemos rearranjar isso como:

$$rN = cNP$$

Isso indica que a população de presas se torna estável quando a adição de presas (rN) é equilibrada pelo consumo de presas (cNP). Podemos simplificar adicionalmente essa equação como:

$$P = r \div c$$

Isso indica que a população de presas ficará estável quando o número de predadores se iguala à proporção da taxa de crescimento das presas e a eficiência de captura dos predadores.

Agora que conhecemos as condições que tornam a população de presas estável, podemos explorar também as condições que causam o aumento ou a diminuição da população de presas. Tal população aumentará quando a adição de presas (rN) exceder o consumo de presas (cNP), que podemos escrever como:

$$rN > cNP$$

Podemos rearranjar essa desigualdade como:

$$P < r \div c$$

Essa desigualdade representa o número de predadores que a população de presas pode suportar e ainda crescer. Esse número é mais alto quando o potencial de crescimento da população de presas (r) é mais alto, ou quando os predadores são menos eficientes na captura das presas (c). Com a utilização da mesma lógica, a população de presas diminuirá sempre que:

$$P > r \div c$$

Variações na população de predadores

Também é possível utilizar essas equações para compreender as condições que fazem com que a população de predadores permaneça estável, aumente ou diminua. Novamente, a população fica estável quando a taxa de variação é zero:

$$0 = acNP - mP$$

Podemos rearranjar isso como:

$$acNP = mP$$

Isso indica que a população de predadores se torna estável quando a adição de predadores ($acNP$) é equilibrada pela mortalidade dos predadores (mP). Podemos simplificar ainda mais essa equação como:

$$N = m \div ac$$

Dado que essa é a condição necessária para uma população de predadores estável, também podemos determinar as condições necessárias para que as populações de predadores aumentem ou diminuam. A população de predadores aumentará quando a adição de predadores exceder sua mortalidade, que podemos escrever como:

$$acNP > mP$$

Podemos rearranjar isso como:

$$N > m \div ac$$

Essa desigualdade representa o número de presas necessário para suportar o crescimento da população de predadores. Esse número é maior quando a taxa de mortalidade dos predadores (m) for maior, e menor quando os predadores forem mais eficientes na captura das presas (c) e convertê-las em filhotes (a). Com a utilização da mesma lógica, a população de predadores diminuirá sempre que:

$$N < m \div ac$$

Trajetórias das populações de predadores e presas

O conhecimento a respeito das condições sob as quais as populações de predadores e presas aumentam, diminuem ou permanecem estáveis nos ajuda a compreender por que as populações de predadores e presas por vezes apresentam ciclos. A Figura 14.10A representa graficamente a abundância de ambas as populações. Podemos traçar uma linha horizontal no ponto em que $P = r \div c$, que é o número de predadores associado a uma população de presas estável. Essa linha é denominada **isóclina de equilíbrio**, ou **isóclina de crescimento zero**, em relação às presas, porque ela indica os pontos nos quais uma população está estável. Em qualquer combinação de números de predadores e presas na região abaixo da isóclina de equilíbrio, há relativamente poucos predadores, e a população de presas aumenta. Na região acima dessa linha, a população de presas diminui, visto que os predadores as removem mais rapidamente do que elas conseguem se reproduzir.

Também podemos plotar a isóclina de equilíbrio em relação à população de predadores, como mostrado na Figura 14.10B. Naquele gráfico, traçamos uma linha vertical no ponto em que $N = m \div ac$, que é o número de presas que estabiliza a população de predadores. Qualquer combinação dos números de predadores e presas que se encontre na região à direita dessa linha possibilita que a população de predadores aumente, porque há aumento na abundância de presas a serem consumidas. Na região à esquerda, a população de predadores diminui, porque há bastante presas disponíveis.

Agora podemos combinar a nossa compreensão sobre como as populações de predadores e presas alteram-se em abundância ao considerar a trajetória de ambas as populações simultaneamente, que denominamos **trajetória populacional conjunta**.

A Figura 14.11 traça a rota da trajetória populacional conjunta. Iniciando com a região direita inferior, ambos – predadores e presas – aumentam, e sua trajetória conjunta se movimenta para cima e para a direita. Na região direita superior, as presas ainda são suficientemente abundantes para que os predadores possam aumentar, mas a quantidade crescente de predadores deprime a população de presas. Analogamente, a trajetória populacional conjunta se move para cima e para a esquerda. Na região esquerda superior, o declínio contínuo nas presas causa o declínio da população de predadores, de modo que a trajetória se movimenta para baixo e para a esquerda. Na região esquerda inferior, o declínio contínuo nos predadores possibilita que a população de presas comece a aumentar, o que faz a trajetória se mover para baixo e para a direita, e completa o ciclo. Em conjunto, as trajetórias nas quatro regiões definem um ciclo anti-horário das populações de predadores e presas.

No centro da Figura 14.11, pode ser observado o **ponto de equilíbrio conjunto**, que é o ponto no qual as isóclinas de equilíbrio em relação às populações de predadores e presas se cruzam. O ponto de equilíbrio conjunto representa a combinação dos tamanhos de predadores e presas que se localizam exatamente nesse ponto e que não serão alterados ao longo do tempo. Se qualquer uma das populações se desviar do ponto de equilíbrio conjunto, as populações oscilarão em torno daquele ponto, e não retornarão a ele.

Isóclina de equilíbrio O tamanho populacional de uma espécie que faz com que a população de outra espécie se torne estável. *Também denominada* Isóclina de crescimento zero.

Trajetória populacional conjunta A trajetória simultânea das populações de predadores e presas.

Ponto de equilíbrio conjunto O ponto no qual as isóclinas de equilíbrio em relação às populações de predadores e presas se cruzam.

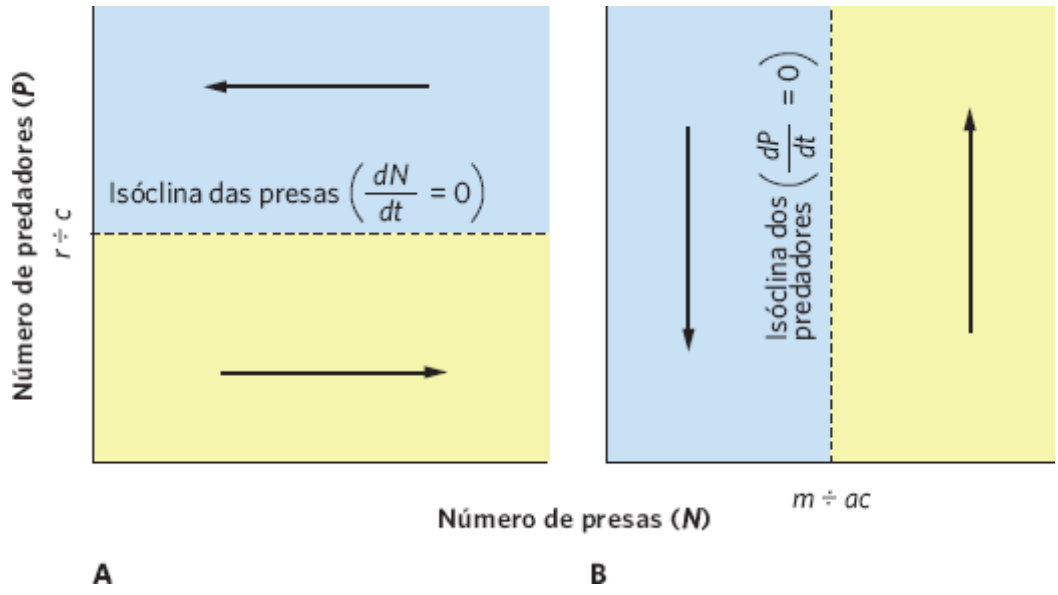


Figura 14.10 Isóclinas de equilíbrio para as populações de presas e predadores. **A.** A população de presas está estável quando o número de predadores é igual a $r \div c$. Um número maior de predadores faz a população de presas diminuir; enquanto um número menor faz a população de presas aumentar. **B.** A população de predadores está estável quando o número de presas é igual a $m \div ac$. Um número maior de presas faz a população de predadores aumentar, enquanto um número menor faz a população diminuir.

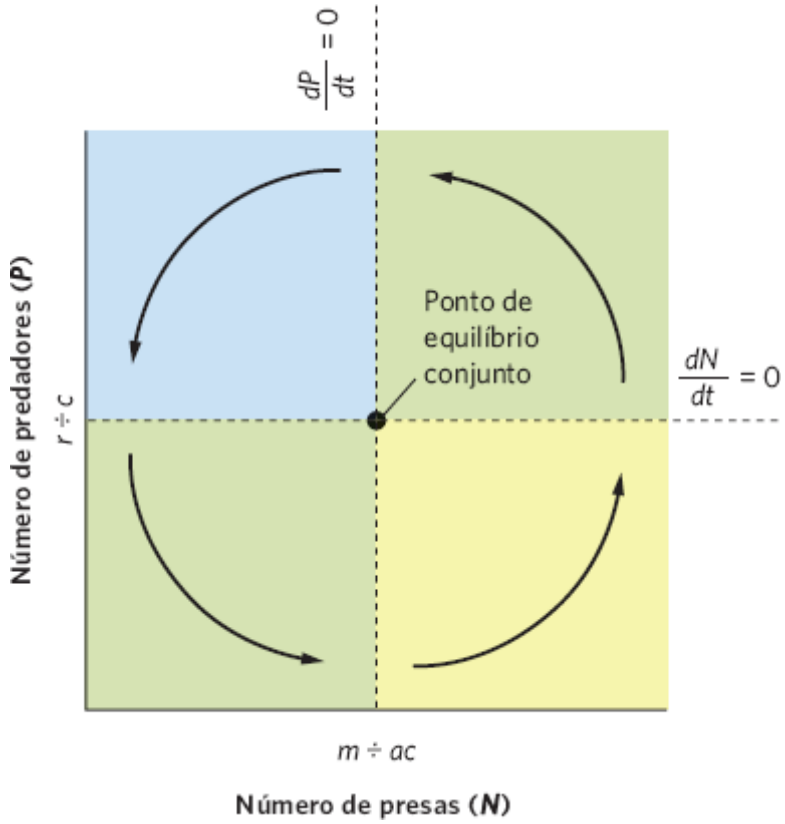


Figura 14.11 Uma trajetória populacional conjunta das populações de predadores e presas. Na região esquerda superior, ambas as populações de predadores e presas estão declinando. Na região esquerda inferior, os predadores declinaram, o que possibilita o aumento das presas. Na região direita inferior, um aumento adicional nas presas possibilita que a população de predadores comece a aumentar. Na região direita superior, os predadores aumentaram até um ponto no qual causam um declínio na população de presas.

Com base na trajetória populacional conjunta do modelo de Lotka-Volterra, podemos representar graficamente as variações nos tamanhos das duas populações ao longo do tempo, como mostrado na Figura 14.12. Isso mostra visualmente como as duas populações apresentam ciclos, e revela que a população de presas permanece 1/4 de fase à frente da população de predadores. Embora algumas populações apresentem ciclos em virtude de retardos de tempo, como discutimos no Capítulo 13, as equações predador-presa não apresentam; as equações predador-presa são equações contínuas, nas quais as variações populacionais são imediatas. Em vez disso, a apresentação de ciclos é o resultado da resposta de cada população às variações no tamanho da outra população. Esse padrão é reminiscente da população do lince discutida no início deste capítulo, que segue as flutuações na população da lebre.

RESPOSTAS FUNCIONAIS E NUMÉRICAS

O modelo de Lotka-Volterra fornece uma explicação para os ciclos populacionais que depende de uma versão muito simplificada da natureza. Como já discutimos, ele não inclui retardos de tempo nem dependência da densidade, e não incorpora o real comportamento de busca por alimentos da maioria dos predadores. Para obter um quadro mais realista das relações entre predadores e presas, devemos considerar a *resposta funcional* e a *resposta numérica* dos predadores. Como observaremos, ambas essas respostas ajudam a estabilizar os ciclos das populações de predadores e presas.

Resposta funcional

A relação entre a densidade das presas e a taxa de consumo alimentar de um predador individual é conhecida como a **resposta funcional** do predador. Existem três categorias de respostas funcionais possíveis, como ilustrado na Figura 14.13. Para cada uma dessas categorias, podemos examinar o *número de presas* consumidas por cada predador, mostrada na Figura 14.13A, ou a *proporção de presas* consumidas por cada predador, mostrada na Figura 14.13B. Um ponto importante a ser relembrado é que sempre que a densidade das presas aumenta e um predador pode consumir uma proporção mais alta daquelas presas, o predador apresenta a capacidade de regular o crescimento da população de presas.

Uma **resposta funcional do tipo I**, indicada pela linha roxa, ocorre quando a taxa de consumo de presas de um predador aumenta de modo linear, com um aumento na densidade das presas, até que ocorra a saciedade. Como demonstrado na Figura 14.13A, isso significa que aumentos na densidade das presas resultam em um número sempre crescente de presas consumidas por um predador, até que o predador se torne saciado e não consiga consumir presas adicionais. Algumas espécies de predadores, como aranhas tecedeiras, que aprisionam uma quantidade crescente de presas à

medida que a densidade das presas aumenta, exibem uma resposta funcional do tipo I. Como pode ser observado na Figura 14.13B, isso significa que, à medida que a densidade das presas aumenta, cada predador continua a consumir uma proporção constante das presas, até o ponto de saciedade do predador. Assim que as presas se tornam tão densas, que ocorre a saciedade dos predadores, estes consomem uma proporção continuamente decrescente das presas. Essa é a resposta funcional utilizada pelo modelo de Lotka-Volterra que discutimos.

A **resposta funcional do tipo II**, indicada pela linha laranja, ocorre quando o número de presas consumidas diminui à medida que a densidade das presas aumenta e, em seguida, alcança o platô quando ocorre a saciedade. O número de presas consumidas diminui porque, à medida que os predadores consomem mais presas, eles devem consumir mais tempo manipulando as presas. Por exemplo, quando um pelicano captura um peixe, ele necessita de tempo para manipular o peixe em sua boca e posicioná-lo de modo que ele deslize abaixo pela garganta do pelicano. Quanto mais peixes o pelicano captura, mais tempo ele precisa gastar manipulando os peixes, o que deixa menos tempo disponível para a pesca propriamente dita. Finalmente, visto que o predador está gastando tanto tempo manipulando grandes números de peixes e tem menos tempo sobrando para capturar peixes, sua taxa de predação para de crescer. Na Figura 14.13B, podemos observar que, em uma resposta funcional do tipo II, quaisquer aumentos na densidade das presas são associados a uma diminuição da taxa de consumo de presas. À medida que isso ocorre, os predadores consomem menor proporção de presas.

Resposta funcional A relação entre a densidade das presas e a taxa de consumo alimentar de um predador individual.

Resposta funcional do tipo I Uma resposta funcional na qual a taxa de consumo de presas de um predador aumenta de modo linear, com um aumento na densidade de presas, até que ocorra a saciedade.

Resposta funcional do tipo II Uma resposta funcional na qual a taxa de consumo de presas de um predador começa a diminuir à medida que a densidade de presas aumenta e, em seguida, alcança o platô quando ocorre a saciedade.

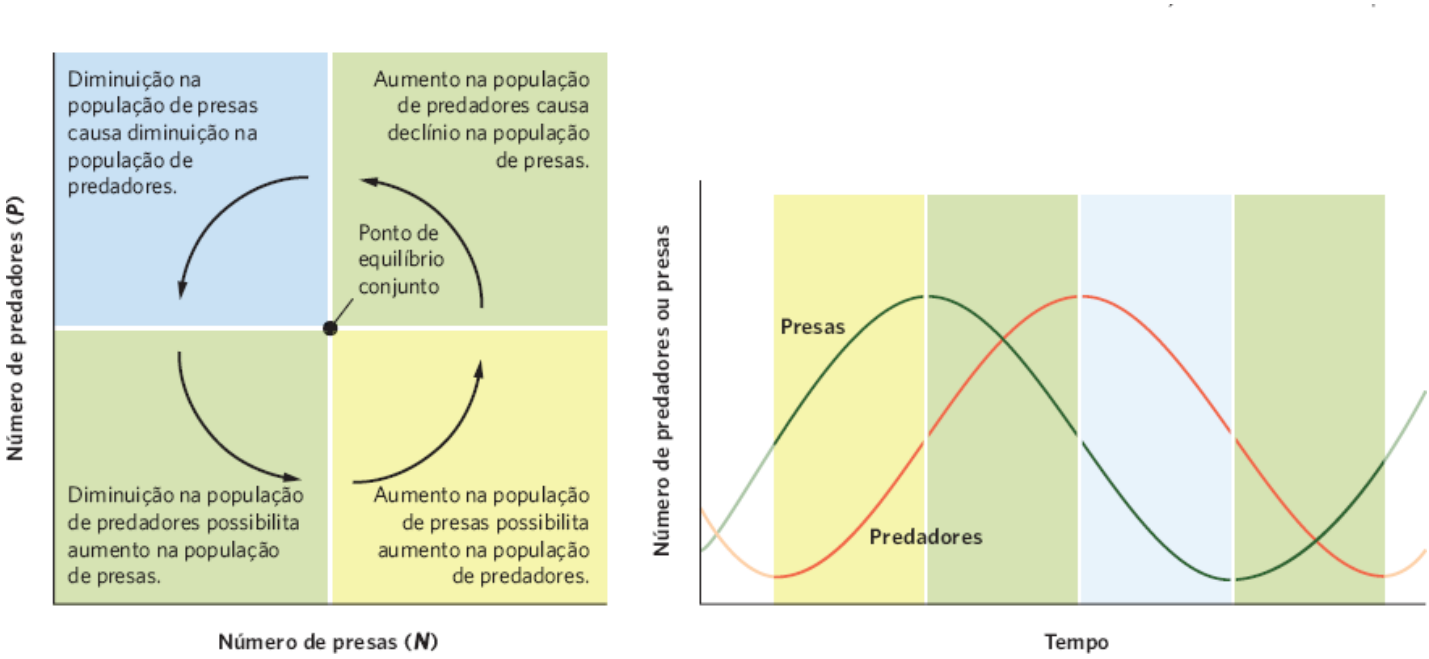


Figura 14.12 Oscilações de predadores e presas. O modelo de Lotka-Volterra ilustra como a abundância das populações de predadores e presas apresenta ciclos. Com um declínio nos predadores, as presas podem aumentar em abundância. O aumento nas presas em seguida proporciona mais alimentos para os predadores; isso possibilita que os predadores aumentem o seu tamanho populacional por meio da reprodução. À medida que os predadores se tornam mais numerosos, começam a matar as presas em uma taxa tão alta, que a população de presas começa a declinar. Um declínio nas presas disponíveis reduz a sobrevivência e a reprodução da população de predadores, que começa a declinar. Ao longo do tempo, ambas as populações apresentam ciclos para cima e para baixo em abundância, com a abundância dos predadores defasada atrás da abundância das presas.

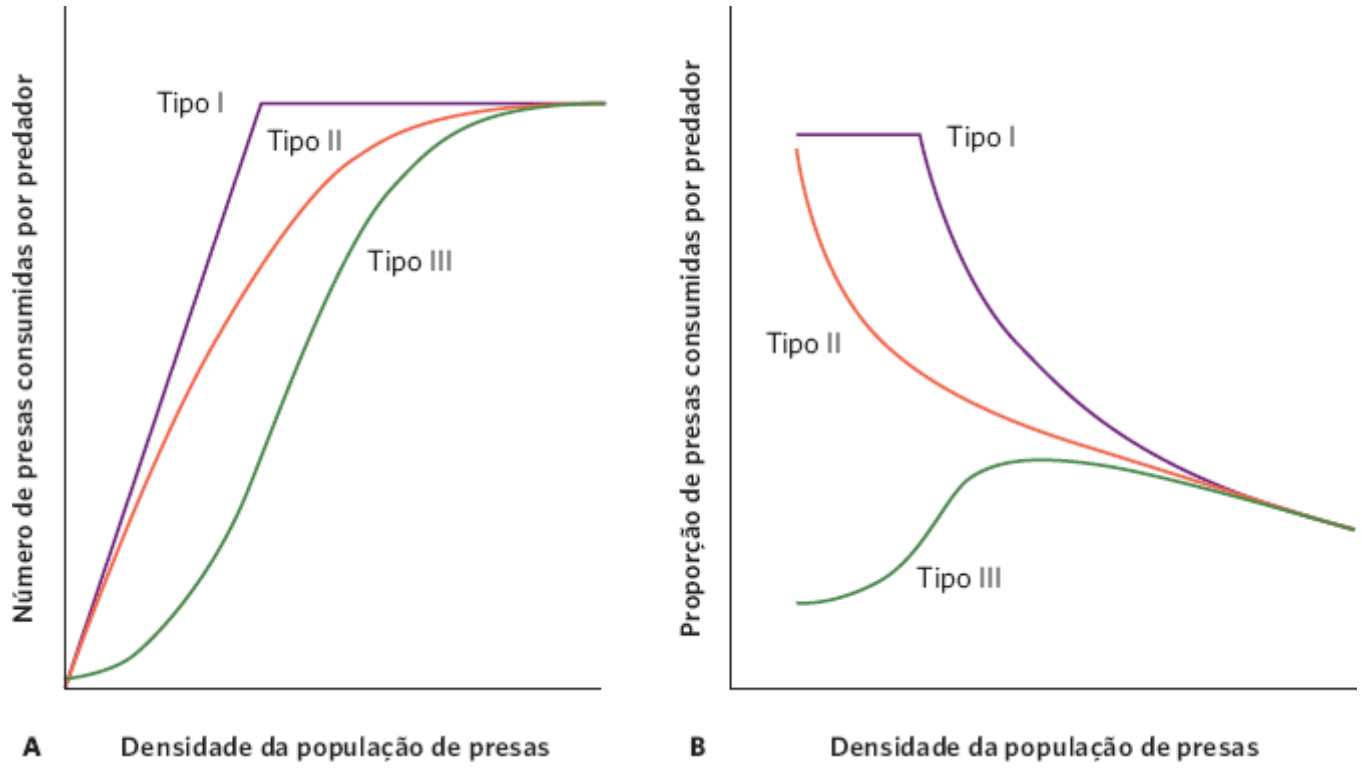


Figura 14.13 Respostas funcionais dos predadores. **A.** Quando consideramos o número de presas consumidas por predador, observamos que uma resposta do tipo I exibe uma relação linear entre a densidade da população de presas e o número de presas que um predador consome, até que finalmente o predador esteja saciado. Contrariamente, uma resposta do tipo II exibe diminuição da taxa de consumo de presas à medida que sua densidade aumenta; a diminuição da taxa ocorre em virtude de um aumento no tempo despendido com a manipulação das presas adicionais. Finalmente, o predador alcança a saciedade. Uma resposta do tipo III também mostra diminuição da taxa de consumo com o aumento da densidade das presas. Além disso, essa resposta exibe o efeito do aprendizado de predador, de uma imagem de busca pela presa à medida que a densidade das presas aumenta. **B.** Quando consideramos a proporção de presas consumidas, observamos que a resposta do tipo I resulta em uma proporção constante de presas que são consumidas – antes da saciedade – à medida que a densidade das presas aumenta. Uma resposta do tipo II resulta em uma diminuição da proporção de presas que são consumidas. Finalmente, uma resposta do tipo III inicialmente causa aumento na proporção de presas consumidas, seguido por uma diminuição.

Em uma **resposta funcional do tipo III**, ilustrada pela linha verde na Figura 14.13A, um predador exibe baixo consumo de presas sob baixas densidades de presas, um rápido consumo sob densidades de presas moderadas e uma diminuição do consumo de presas sob altas densidades de presas. A Figura 14.13B mostra como esse tipo de resposta funcional afeta a proporção de presas consumidas. À medida que a densidade de presas aumenta, há aumento inicial na proporção de presas consumidas. Contudo, à medida que os predadores despendem mais tempo manipulando as presas e se tornam saciados, essa proporção declina subsequentemente – justamente como observamos na resposta do tipo II.

O baixo consumo em baixas densidades de presas pode ser o resultado de três fatores. Primeiramente, em densidades de presas muito baixas, as presas podem se esconder em refúgios nos quais estão a salvo dos predadores. Um predador consegue consumir presas apenas após estas se tornarem tão numerosas, que alguns indivíduos não são capazes de encontrar um refúgio.

Em segundo lugar, em baixas densidades de presas, os predadores têm menos prática para localizar e capturar as presas e, portanto, são relativamente ineficientes para fazer isso. No entanto, à medida que as densidades das presas aumentam, os predadores aprendem a localizar e identificar uma espécie de presa em particular, um fenômeno conhecido como uma *imagem de busca*. Uma **imagem de busca** é uma imagem mental aprendida que ajuda o predador a localizar e capturar alimentos, justamente como uma pessoa consegue localizar uma lata de refrigerante em um mercado, procurando por um cilindro pequeno e vermelho.

Um terceiro fator que pode causar um consumo de presas relativamente baixo em baixas densidades é o fenômeno de substituição de presas. Isso ocorre quando uma espécie de presas é rara e um predador altera a sua preferência para outra espécie de presa mais abundante. Se a primeira espécie em seguida aumentar em densidade, o predador pode voltar-se para ela.

Muitos estudos de laboratório e de campo demonstraram as respostas funcionais do tipo III. Por exemplo, pesquisadores examinaram as preferências alimentares de um inseto predador conhecido como nadador (*Notonecta glauca*). A Figura 14.14 mostra o que ocorreu quando os pesquisadores apresentaram o predador a dois tipos de presas – isópodos (*Asellus aquaticus*) e larvas de efeméridas (*Cloeon dipterum*) – e manipularam as proporções de cada espécie de presas. Se

o predador não pudesse criar uma imagem de busca, ele consumiria as duas espécies de presas proporcionalmente às suas disponibilidades. Se o predador pudesse criar uma imagem de busca, ele consumiria menos que o esperado da presa rara e mais da presa abundante. Como previsto, quando as efeméridas eram raras, o nadador consumia menos que o esperado; por outro lado, quando elas eram abundantes, os nadadores consumiram mais que o esperado.

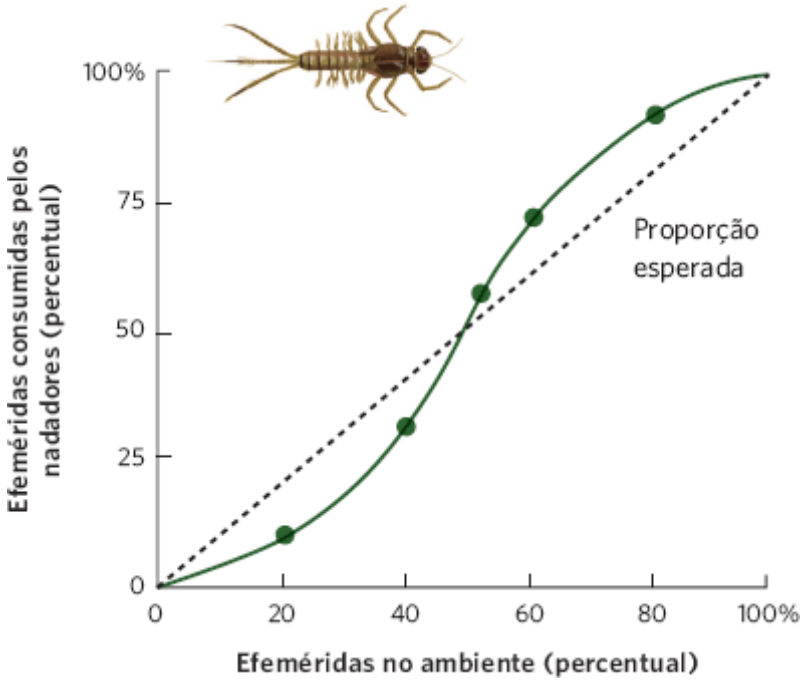


Figura 14.14 Resposta funcional do tipo III. Com a utilização de insetos predadores conhecidos como nadadores, os pesquisadores manipularam a proporção das presas disponíveis: larvas de efeméridas (mostrada no gráfico) e isópodos. A linha preta pontilhada indica a proporção esperada de efeméridas consumidas se a preferência do predador não fosse afetada por sua abundância proporcional. Quando as efeméridas eram raras, o predador consumiu menos que o esperado aleatoriamente; quando as efeméridas eram comuns, o predador consumiu mais que o esperado aleatoriamente. (Dados de Begon M, Mortimer M. *Population Ecology*. 2nd ed. (Blackwell Scientific Publications, 1981), segundo Lawton JH, Beddington JR, Bonser R. in Usher MB, Williamson MH. (eds.) *Ecological Stability* pp. 141-158, [Chapman & Hall, 1974].)

A razão pela qual o predador trocou para a presa mais abundante foi a sua taxa de sucesso mais alta com a presa que se encontrava presente em altas densidades. Por exemplo, quando as larvas de efeméridas eram raras, os ataques dos predadores tiveram sucesso abaixo de 10% das vezes. Quando as efeméridas eram comuns, os ataques dos predadores tiveram sucesso em aproximadamente 30% das vezes. Os pesquisadores atribuíram a melhora da taxa de captura à prática; o nadador se tornou mais proficiente em capturar as efeméridas quando teve mais oportunidades para capturá-las. O nadador não exibiu preferência inata por qualquer espécie de presa, apenas uma preferência por aquela que era mais abundante.

Resposta numérica

Como observamos, a resposta funcional considera as variações no número de presas consumidas por cada predador. A resposta funcional de um predador nos ajuda a compreender quantas presas podem ser consumidas pelos predadores e, portanto, as condições sob as quais os predadores conseguem regular as populações de presas. A **resposta numérica** é uma variação no número de predadores pelo crescimento ou deslocamento populacional em virtude de imigração ou emigração. As populações da maioria dos predadores normalmente crescem lentamente em relação às populações de suas presas, embora o movimento de predadores das áreas adjacentes possa ocorrer rapidamente quando a densidade de presas é alterada.

Resposta funcional do tipo III Uma resposta funcional na qual um predador exibe baixo consumo de presas sob baixas densidades, rápido consumo sob densidades moderadas e diminuição do consumo sob altas densidades de presas.

Imagem de busca Uma imagem mental aprendida que ajuda o predador a localizar e capturar alimentos.

Um exemplo de resposta numérica ocorre em populações locais da mariquita-de-peito-castanho (*Dendroica castanea*), uma pequena ave insetívora do leste da América do Norte. Durante surtos de traças-do-abeto, as populações da mariquita aumentam dramaticamente. Na maioria dos anos, as populações de mariquitas vivem em densidades de aproximadamente 25 pares reprodutores por km^2. Contudo, durante os anos de surto, as mariquitas se agregam em áreas nas quais a traça-do-abeto está vivendo em altas densidades, e as densidades das populações de mariquitas podem alcançar 300 pares

reprodutores por km^2. Como resultado dessa resposta numérica rápida, o predador apresenta o potencial de reduzir rapidamente as densidades das presas e de regular sua abundância.

A predação e a herbivoria favorecem a evolução de defesas

Devido aos grandes efeitos que os predadores podem impor às suas presas, e os herbívoros aos produtores, não é surpresa que muitas espécies tenham desenvolvido estratégias para se defenderem. Nesta seção, revisaremos os tipos de defesas que foram desenvolvidos e como funcionam. Também observaremos como alguns predadores e herbívoros desenvolveram contradefesas.

DEFESAS CONTRA PREDADORES

Para compreender as defesas que as presas utilizam contra os predadores, primeiramente precisamos compreender as estratégias de caça dos predadores. Tais estratégias podem ser categorizadas como *caça ativa* ou *caça com emboscada*, também conhecida como *caça com método de senta e espera*. Um predador que utiliza a caça ativa despende a maior parte do seu tempo movimentando-se e procurando possíveis presas. Por exemplo, melros americanos caçam ativamente quando se movimentam por um gramado buscando minhocas. Contrariamente, um predador que utiliza a caça com emboscada senta-se enquanto espera pela passagem de uma presa. Camaleões conseguem se sentar imóveis enquanto esperam pela passagem de um inseto. Quando o inseto está suficientemente próximo, o camaleão dispara sua longa língua e a extremidade pegajosa e preênsil aprisiona a presa despreparada.

Independentemente do modo de caça, podemos pensar a respeito da caça pelos predadores como uma série de eventos: detectar, perseguir, capturar, manipular e consumir a presa. Como veremos, as presas desenvolveram defesas para frustrar o predador em diferentes pontos nessa série de eventos.

Defesas comportamentais

Algumas das defesas comportamentais mais comuns contra os predadores incluem chamada de alarme, evasão e redução de atividade. A chamada de alarme é utilizada por muitas espécies de aves e mamíferos para alertar seus pares que predadores estão se aproximando. As presas que utilizam a evasão se movem para longe do predador. Se o predador se deslocar em direção a elas, elas continuam a fugir do perigo. As presas que seguem uma estratégia de redução da atividade apresentam menor probabilidade de entrar em contato com um predador. Quando as presas detectam a presença de um predador, elas reduzem os seus movimentos, o que minimiza a chance de serem detectadas. Em um estudo de seis espécies de girinos, um pesquisador posicionou os animais em banheiras d'água com duas áreas separadas. A primeira continha um predador enjaulado que não conseguia matar os girinos, mas que conseguia emitir sinais químicos para assustar os girinos. A segunda era uma área de controle, que consistia em uma gaiola vazia. Após o estabelecimento do experimento, o pesquisador observou os girinos para determinar o seu nível de atividade, que foi definido como a porcentagem de tempo que os animais consumiram se movendo. Como demonstrado na Figura 14.15, cada espécie exibiu um nível de atividade diferente quando os predadores estavam ausentes e todas as espécies reduziram o seu nível de atividade na presença do predador.

Resposta numérica Uma variação no número de predadores pelo crescimento ou deslocamento populacional devido à imigração ou à emigração.

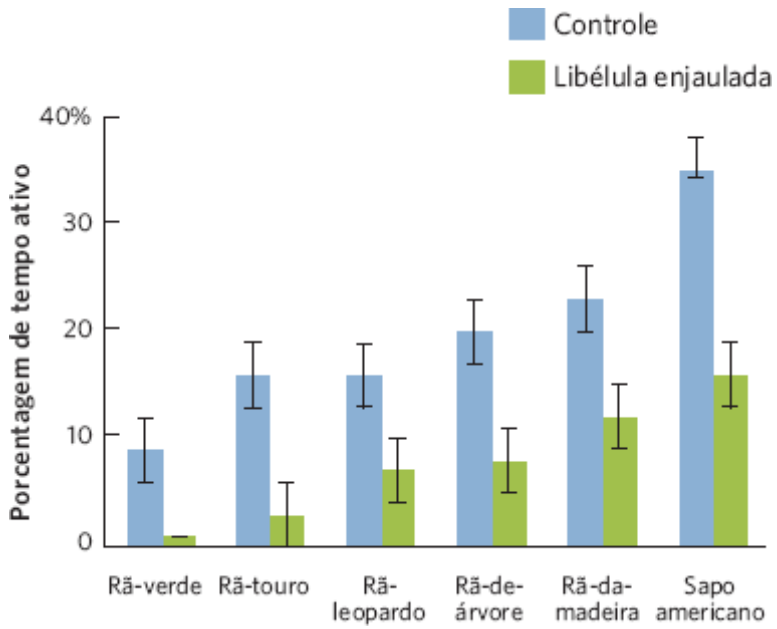


Figura 14.15 Defesas comportamentais. Os girinos geralmente evitam a predação ao se tornarem menos ativos, o que é medido como a fração do dia que gastam se movimentando. O fato de estarem menos ativos reduz a probabilidade de serem detectados por um predador. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Relyea RA. The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. *Ecology* 2001;82: 541-544.)

Cripsia

Outro modo de reduzir a probabilidade de serem detectados por um predador é por meio da camuflagem que corresponde ao ambiente ou que fragmenta o contorno de um indivíduo, para melhor integração com o ambiente de fundo, um fenômeno conhecido como **cripsia**. Diversos animais se assemelham a gravetos, folhas, partes de flores ou até mesmo excrementos de aves. Esses organismos não estão tão mascarados, mas são confundidos com objetos não comestíveis, e os predadores passam diretamente por eles. Espécies comuns que utilizam a cripsia incluem bichos-pau, esperanças e lagartos-de-chifre (Figura 14.16). Algumas espécies apresentam um padrão de cores fixas que auxilia na cripsia, enquanto outras espécies, tais como o polvo, são capazes de mudar de cor rapidamente, de modo que possam corresponder ao seu pano de fundo.

Defesas estruturais

Embora algumas presas utilizem o comportamento e a cripsia para evitar a sua detecção, outras espécies empregam defesas mecânicas que reduzem a capacidade dos predadores de capturar, atacar ou manusear as presas. Um dos exemplos mais conhecidos de uma barreira mecânica é o espinho do porco-espinho; mais de 30.000 espinhos recobrem o corpo do porco-espinho e conseguem penetrar a carne de um predador em ataque. Em outras espécies, as defesas estruturais são fenotipicamente plásticas e, portanto, induzidas apenas quando a presa detecta um predador no ambiente. Por exemplo, as pulgas-d'água (pequenos crustáceos de água fresca), que detectam sinais químicos dos predadores de modo precoce em sua vida, podem desenvolver espinhos ao longo de diferentes partes do seu corpo para evitar que os predadores as consumam. Outras defesas mecânicas envolvem alterações no formato do corpo. Por exemplo, a carpa cruciana (*Carassius carassius*), uma espécie de peixe que vive na Europa e na Ásia, desenvolve um corpo em formato de corcova ao longo de um período de muitas semanas, quando ela detecta pelo odor um peixe predador na água. Como pode ser observado na Figura 14.17, a carpa com corcova apresenta maior massa muscular e consegue acelerar mais rapidamente para longe de um predador.

Defesas químicas

As presas também podem utilizar defesas químicas para deter um predador. Os gambás, muito conhecidos pela utilização dessa estratégia, liberam sobre as possíveis ameaças *sprays* com substâncias químicas de odor fétido, a partir das glândulas posteriores. Muitos insetos também utilizam defesas químicas. Por exemplo, quando as lagartas da borboleta-monarca se alimentam da seiva, elas armazenam uma parte das toxinas da seiva em seus corpos, o que faz a borboleta extremamente não palatável para as aves predadoras. Besouros-bombardeiros adotam uma abordagem diferente. Seu abdome contém duas glândulas, cada uma das quais fabrica uma substância química distinta. Quando agitado, o besouro mistura essas duas substâncias químicas, causando uma reação que faz com que o líquido se aproxime de 100°C. Eles atiram o líquido quente e fervilhante para fora do abdome, causando dor ou morte em pequenos predadores, como ilustrado na Figura 14.18.

Embora as defesas químicas com frequência sejam efetivas para deter a predação, essas defesas são ainda mais efetivas se a presa puder comunicar seu sabor repugnante antes da ocorrência de um ataque. Em muitas espécies, a não palatabilidade evoluiu em associação a cores e padrões muito notáveis, uma estratégia conhecida como **coloração de alerta**,

ou **aposematismo**. Os predadores rapidamente aprendem a evitar marcações, tais como as faixas pretas e laranjas das borboletas-monarca; o inseto tem sabor tão amargo, que uma única experiência é bem lembrada. Combinações notáveis de preto, vermelho e amarelo adornam diversos animais, tais como besouros-bombardeiros, vespas jaqueta-amarela e cobras-corais. Essas combinações de cores advertem a nocividade de modo consistente; alguns predadores desenvolveram aversão inata a elas e não precisam passar pelo processo de aprendizado para evitar uma presa em particular.

Cripsia Camuflagem que possibilita ao indivíduo se combinar com seu ambiente ou confundir o perfil de um indivíduo para se misturar melhor com o ambiente de fundo.

A

B

Figura 14.16 Presas crípticas. Algumas presas evitam a detecção ao se integrarem ao ambiente. A cripsia é uma estratégia utilizada por uma diversidade de animais, incluindo aqueles mostrados aqui: **A.** esperança; **B.** lagarto-de-chifres (*Phrynosoma platyrhinos*). (Fotografias de (A) George Grall/National Geographic Stock; e (B) Chris Mattison/naturepl.com.)

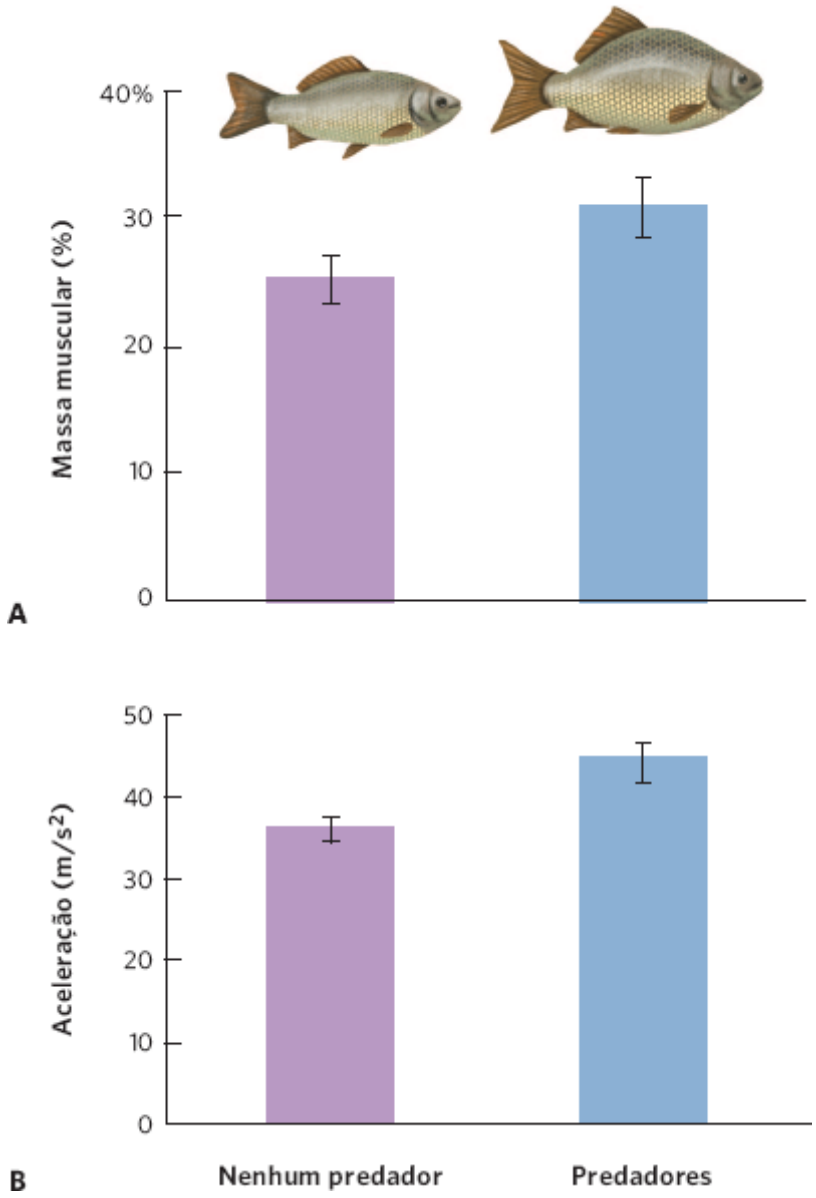


Figura 14.17 Defesas estruturais. Na carpa cruciana, os indivíduos que vivem com peixes predadores desenvolvem um corpo em corcova que possibilita que a carpa escape da predação. Esses peixes induzidos pelos predadores apresentam (**A**) maior massa muscular, que possibilita (**B**) maior aceleração enquanto nadam para longe dos predadores. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Domenici P *et al.* Predator-induced morphology enhances escape locomotion in crucian carp. *Proceedings of the Royal Society B* 2008;275: 195-201.)

Figura 14.18 Defesas químicas. O besouro-bombardeiro (*Stenaptinus insignis*) mistura duas substâncias químicas dentro de seu abdome, que reagem para liberar o fluido fervente para deter os predadores.

Mimetismo das defesas químicas

Quando os predadores evitam espécies aposemáticas, quaisquer indivíduos de espécies palatáveis que se assemelhem a estas espécies não palatáveis também são favorecidos pela seleção. Ao longo de gerações, as espécies palatáveis podem evoluir para se assemelhar de modo mais próximo às espécies aposemáticas. Quando as espécies palatáveis desenvolvem uma coloração de alerta que se assemelha à das espécies não palatáveis, denominamos **mimetismo batesiano**, em homenagem a Henry Bates, o naturalista inglês do século 19 que o descreveu pela primeira vez. Em suas viagens à região amazônica da América do Sul, Bates encontrou diversos casos de insetos palatáveis que não detinham os padrões crípticos de seus parentes próximos; no entanto, em vez disso, evoluíram para se assemelharem às espécies não palatáveis de cores vivas (Figura 14.19).

Estudos experimentais demonstraram que o mimetismo confere uma vantagem ao mímico. Por exemplo, sapos que consumiam abelhas vivas e recebiam uma ferroada na língua subsequentemente evitavam moscas-varejeiras palatáveis, que mimetizam a aparência das abelhas. Contrariamente, quando sapos inexperientes consumiam abelhas mortas com seus ferrões removidos, eles consumiam as abelhas e as moscas-varejeiras. Esse resultado indicou que os sapos aprenderam a associar os padrões de cores notáveis e distintas das abelhas vivas a uma experiência desagradável.

Outro tipo de mimetismo, denominado **mimetismo mülleriano**, ocorre quando diversas espécies não palatáveis desenvolvem um padrão similar de coloração de alerta. O mimetismo mülleriano recebe seu nome em homenagem ao seu descobridor, o zoólogo alemão do século 19, Fritz Müller. Quando diversas espécies de presas apresentam padrões de cores notáveis e todas são não palatáveis, um predador que aprende a evitar uma espécie de presa posteriormente evitará todas as espécies de presas com um aspecto similar. Por exemplo, a maioria dos marimbondos e vespas que ocorrem concomitantemente em pradarias montanhosas compartilha um padrão de faixas pretas e amarelas, e todos apresentam a capacidade de ferroar um predador. De modo similar, no Peru, diversas espécies de sapos venenosos, todos do gênero *Ranitomeya*, se assemelham bastante entre si. Em quatro regiões daquele país, pesquisadores observaram três espécies que variam em coloração de acordo com o local, incluindo uma espécie (*R. variabilis*) com aspecto muito diferente entre dois locais. Uma quarta espécie, *R. imitator*, também é impalatável e apresenta populações em cada um desses quatro locais, que se assemelham de modo próximo às outras espécies que estão presentes (Figura 14.20).

Coloração de alerta Uma estratégia na qual a não palatabilidade evolui em associação a cores e padrões muito notáveis. *Também conhecida como* Aposematismo (coloração críptica).

Mimetismo batesiano Quando espécies palatáveis desenvolvem coloração de alerta que se assemelha à de espécies não palatáveis.

Mimetismo mülleriano Quando diversas espécies não palatáveis desenvolvem um padrão similar de coloração de alerta.

A B C

Figura 14.19 Mimetismo batesiano. A. A vespa comum (*Vespula vulgaris*) apresenta coloração aposemática como um alerta para os predadores de que um ataque pode resultar em ferroada e injeção com substâncias químicas dolorosas. Outras espécies inofensivas, sem qualquer capacidade de ferroar, evoluíram até se assemelharem aos padrões de cor da vespa. Essas incluem (B) uma espécie de mosca-das-flores (*Helophilus pendulus*) e (C) a mariposa-vespa (*Sesia apiformis*). A sua semelhança com a vespa reduz o seu risco de predação. (Fotografias de (A) Nick Upton/naturepl.com; (B) Geoff Dore/naturepl.com; e (C) FLPA/Gianpiero Ferrar/age fotostock.)

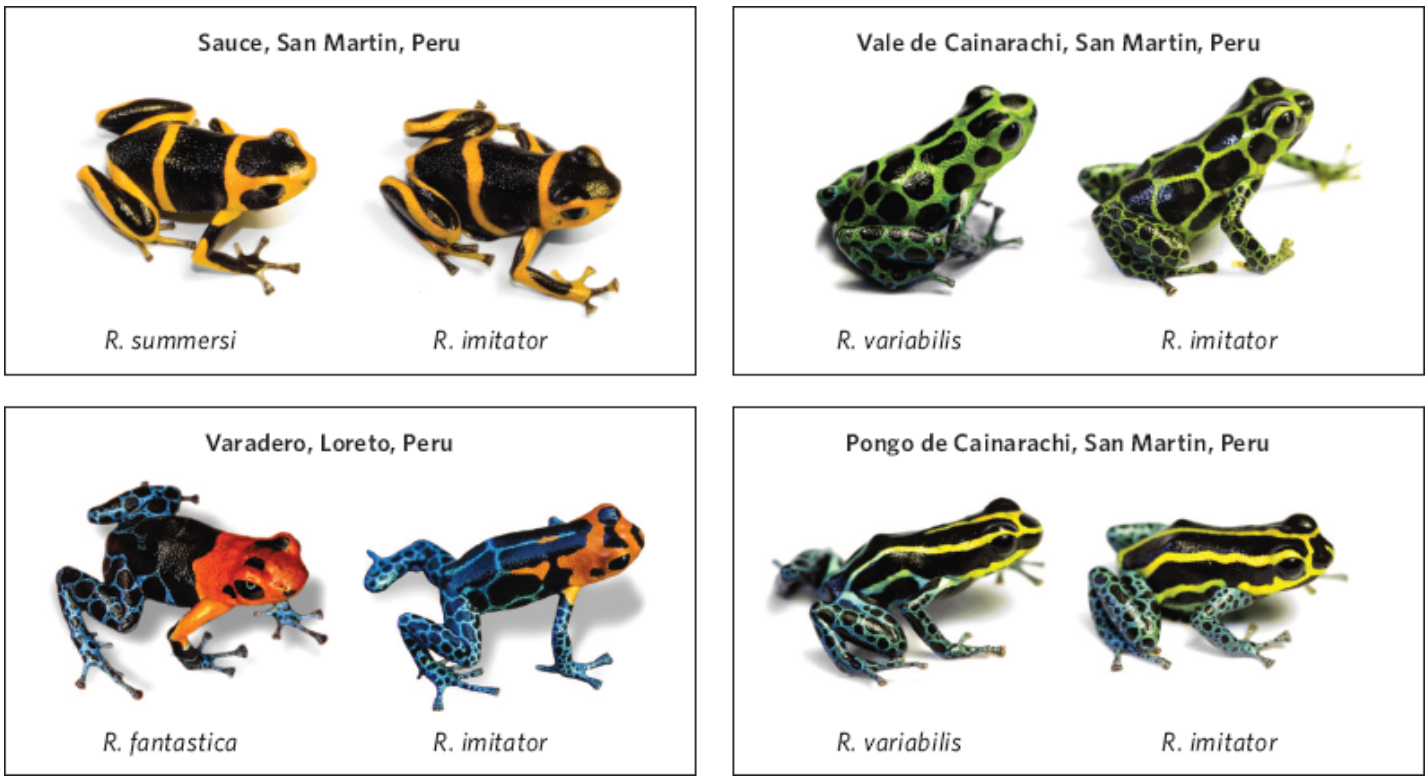


Figura 14.20 Mimetismo mülleriano. Os mímicos müllerianos constituem uma coleção de espécies não palatáveis que compartilham um mesmo padrão de coloração de advertência. A partir de quatro locais no Peru, pesquisadores observaram pares de espécies de sapos venenosos que são impalatáveis e que se assemelham bastante uns com os outros. Para cada local, o sapo à esquerda é uma espécie de sapo impalatável em particular. Em todos os quatro locais, o sapo à direita é o *R. imitator* impalatável, assim denominado porque, em cada local, ele evoluiu para imitar a coloração do outro sapo. (Fotografias de Evan Twomey, East Carolina University.)

Custos das defesas contra os predadores

Muitos tipos de defesas contra os predadores podem ser custosos, como discutimos em nosso texto sobre as defesas induzidas por predadores e herbívoros no Capítulo 4. Por exemplo, como as defesas comportamentais geralmente resultam em uma redução da atividade alimentar ou em um aumento das aglomerações em locais longe de predadores, elas apresentam um custo de redução do crescimento e do desenvolvimento. Analogamente, a maioria das defesas mecânicas é de produção energeticamente dispendiosa, como os 30.000 espinhos de um porco-espinho. Em alguns casos, os custos da defesa são tão altos, que reduzem o crescimento e a reprodução. Quando isso ocorre, a presença de predadores pode levar a tamanhos populacionais menores, até mesmo quando eles não consomem a presa.

Pouco se sabe a respeito dos custos das defesas químicas nas presas, mas estudos recentes sugerem que essas defesas também são de produção energeticamente dispendiosa. Em joaninhas, que tecnicamente são conhecidas como besouros-joaninhas, muitas espécies são vermelhas com pontos pretos. Essas cores de advertência comunicam para os predadores que as joaninhas têm sabor desagradável devido a substâncias químicas em seus corpos, conhecidas como alcaloides. Contudo, há uma grande quantidade de variação na concentração de alcaloides que cada joaninha pode produzir. Em 2012, pesquisadores relataram que apenas os besouros que consumiam grandes quantidades de alimentos apresentavam energia suficiente para produzir altas concentrações de substâncias químicas carotenoides em seus corpos, que proporcionam às joaninhas uma cor vermelha mais intensa, como mostrado na Figura 14.21A. Além disso, como ilustrado na Figura 14.21B, besouros que produziam mais carotenoides também produziam concentrações mais altas de alcaloides. Como resultado, joaninhas com dietas mais energéticas podem advertir melhor os predadores sobre seu nível de toxicidade e, assim, reduzir suas chances de serem atacadas.

Adaptações de contra-ataque dos predadores

Se a predação pode selecionar o desenvolvimento, por uma presa, de uma ampla variedade de defesas, então as defesas da presa devem favorecer a seleção de contramedidas nos predadores. Desse modo, predadores e presas experimentam uma corrida evolutiva de armas entre as defesas das presas e os ataques dos predadores. Quando duas ou mais espécies afetam a evolução uma da outra, denominamos **coevolução**. No caso do porco-espinho, por exemplo, os espinhos detêm a maioria dos predadores. No entanto, os linces (*Lynx rufus*) e os carcajus (*Gulo gulo*) apresentam uma solução efetiva. Quando esses predadores encontram um porco-espinho, eles o viram de costas e atacam a barriga, que não é defendida por espinhos.

Outras adaptações comuns dos predadores incluem locomoção em alta velocidade para capturar suas presas e camuflagem que possibilita que eles façam uma emboscada para as suas presas.

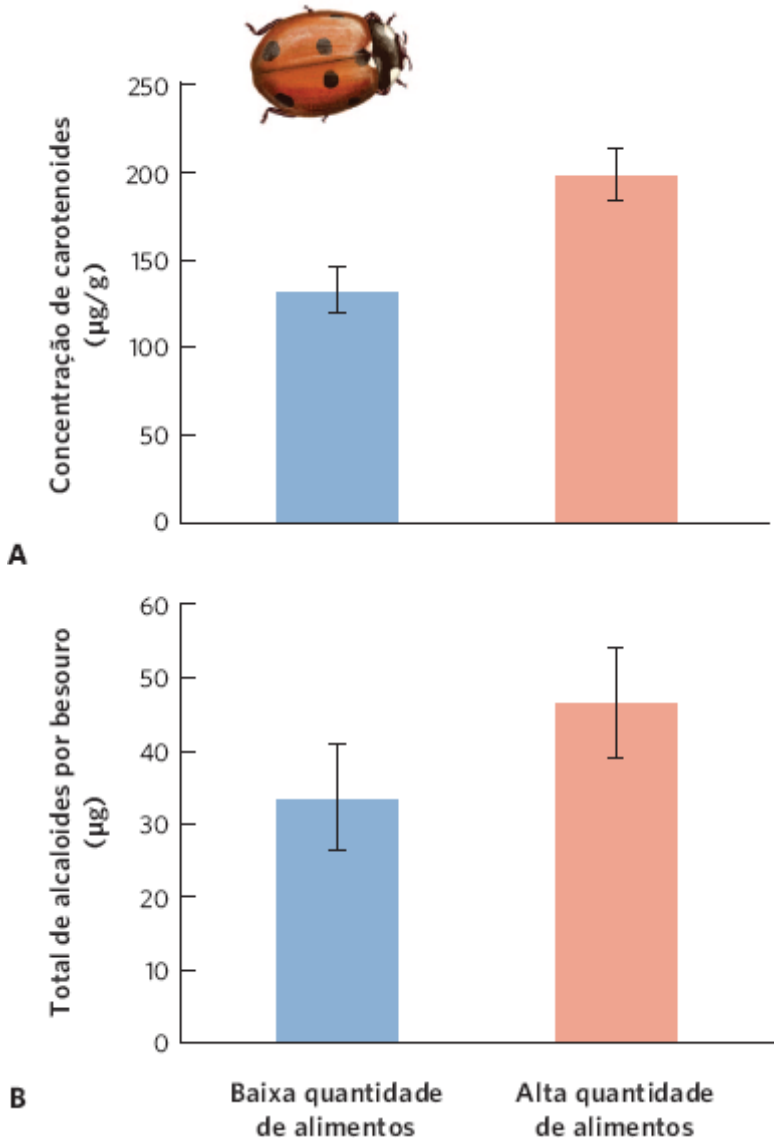


Figura 14.21 Defesas químicas custosas em joaninhas. Em joaninhas machos, os indivíduos que receberam uma alta quantidade de alimentos produziram (**A**) uma concentração mais alta de carotenoides, que tornam o corpo da joaninha de cor vermelha mais intensa, e (**B**) uma quantidade maior de substâncias químicas alcaloides defensoras. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Blount JD *et al.* How the ladybird got its spots: Effects of resource limitation on the honesty of aposematic signals. *Functional Ecology* 2012;26: 334-342.)

Alguns predadores também podem evoluir para lidar com as substâncias químicas tóxicas produzidas pelas presas. Por exemplo, o sapo-cururu (*Bufo marinus*) é uma espécie que foi introduzida na Austrália em 1935. Assim como outras espécies de sapos, o sapo-cururu contém toxinas na sua pele que podem causar doença ou morte nos predadores. Como resultado, os predadores presentes na abrangência nativa dos sapos-cururus não os atacam, embora esses mesmos predadores consumam regularmente outras espécies de anfíbios. Quando os sapos foram introduzidos na Austrália, os predadores de anfíbios, como as cobras-negras (*Pseudechis porphyriacus*), não tinham experiência evolutiva com os sapos-cururus. Quando ingeriram os sapos, a maioria das cobras não tinha resistência contra as toxinas e morreu. No entanto, em 2006, pesquisadores relataram que algumas populações das cobras-negras estavam consumindo sapos-cururus, o que sugere que, embora a maioria das cobras-negras que consumiu os sapos-cururus tenha morrido, algumas cobras devem ter apresentado resistência às toxinas do sapo e sobrevivido. Ao longo do tempo, a seleção da resistência das cobras às toxinas do sapo deve ter resultado na evolução de populações resistentes. Para testar essa hipótese, os pesquisadores alimentaram as cobras com amostras de pele de sapo de diferentes populações da Austrália. Em seguida, eles examinaram o quanto a pele do sapo reduziu a velocidade de nado de cada cobra, o que possibilitou que os pesquisadores determinassem a suscetibilidade de cada cobra às toxinas. Como pode ser observado na Figura 14.22, os pesquisadores observaram que as populações de cobras que coexistiram com sapos-cururus pelo maior tempo evoluíram até a mais baixa suscetibilidade às toxinas do sapo-cururu. Essa evolução teria ocorrido em menos de 70 anos, o que é um tempo notavelmente curto.

Coevolução Quando duas ou mais espécies afetam a evolução uma da outra.

DEFESAS CONTRA OS HERBÍVOROS

A pressão seletiva dos predadores causou a evolução das defesas das presas. De modo similar, a contínua pressão seletiva dos herbívoros causou a evolução de defesas contra a herbivoria. Em alguns casos, essas defesas são induzidas por um ataque herbívoro e, portanto, são fenotipicamente plásticas. Em outros casos, as defesas das plantas são fixas e, portanto, são expressas tendo ou não um herbívoro atacado a planta. Em ambos os casos, algumas espécies de herbívoros desenvolveram contra-adaptações. De fato, algumas espécies de herbívoros são tão especializadas em combater as defesas de uma espécie de planta em particular, que não consomem quaisquer outras plantas.

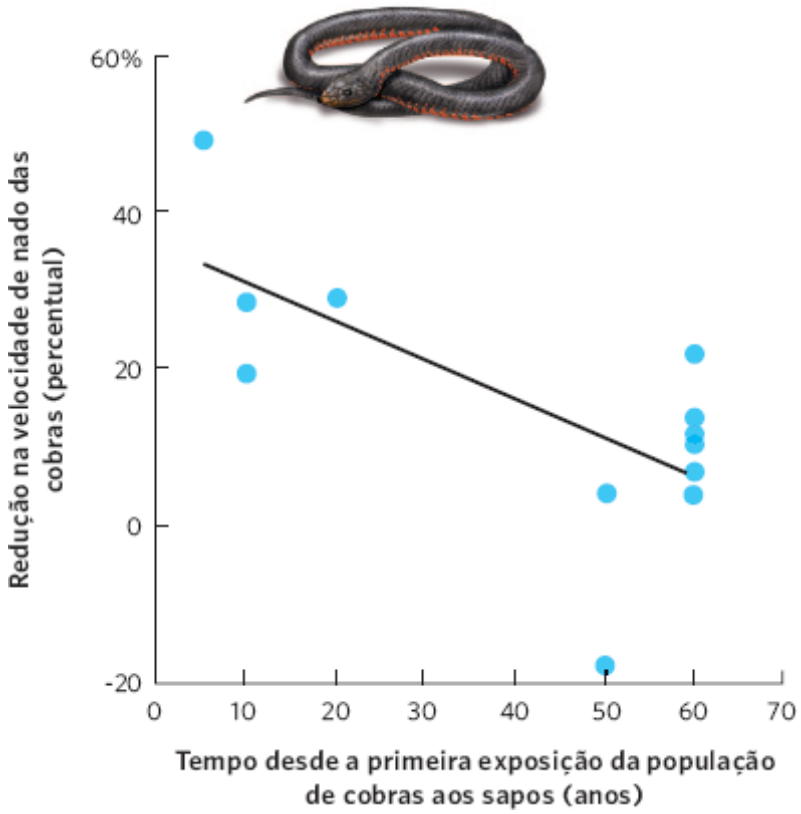


Figura 14.22 Contra-adaptações dos predadores às defesas químicas das presas. Pesquisadores mediram a velocidade de nado das cobras-negras antes e após a sua alimentação com a pele de sapos-cururus, que contém toxinas. Eles descobriram que as populações de cobras que coexistiram com o sapo durante períodos de tempo mais prolongados apresentaram a menor suscetibilidade às toxinas do sapo. (Dados de Phillips BL, Shine R. An invasive species induces rapid change in a native predator: Cane toads and black snakes in Australia. *Proceedings of the Royal Society B* 2006;273: 1545-1550.)

Defesas estruturais

Com relação às defesas estruturais, as plantas desenvolveram uma diversidade de atributos para deter os herbívoros contra o consumo de suas folhas, caules, flores ou frutos. Algumas plantas – como cactos, rosas e amoras-pretas – apresentam espinhos afiados e espículas que causam dor na boca dos herbívoros. Outras plantas desenvolvem uma camada de pelos lanosos sobre a superfície de suas folhas para dificultar que insetos herbívoros penetrem nelas.

Defesas químicas

Ocorreu o desenvolvimento de uma ampla diversidade de defesas químicas nas plantas. As substâncias químicas das plantas incluem resinas pegajosas e compostos de látex, que são de difícil consumo. Algumas plantas também produzem alcaloides (incluindo cafeína, nicotina e morfina), que apresentam uma ampla diversidade de efeitos tóxicos sobre os herbívoros. Outras substâncias químicas nas plantas, como taninos, são de difícil digestão para os herbívoros. Em geral, acredita-se que as substâncias químicas produzidas pelas plantas sejam subprodutos da fisiologia de uma planta.

Para muitas dessas defesas químicas, uma ou mais espécies de herbívoros desenvolveram tolerância. Por exemplo, um arbusto na Polinésia, denominado noni (*Morinda citrifolia*), produz substâncias tóxicas com um odor tão fétido, que a planta apresenta o apelido de "fruta-do-vômito" (Figura 14.23). A maioria das espécies da mosca-das-frutas evita essa planta, pois caso elas pousem nela, morreriam. No entanto, uma espécie de mosca-das-frutas (*Drosophila sechellia*) consegue tolerar as substâncias químicas defensivas. Ela bota seus ovos sobre a flor-do-vômito e eles apresentam uma vantagem distinta de aptidão, pois não sofrem a competição de outras espécies de moscas-das-frutas.

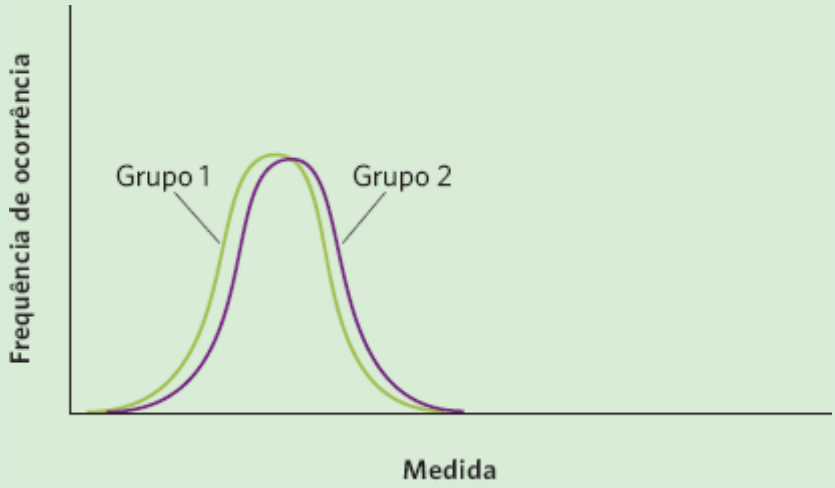
Figura 14.23 Defesas químicas das plantas e contra-adaptações de herbívoros especializados. O noni-do-taiti, também conhecido como flor-do-vômito, é um arbusto que produz um odor tão fétido, que a maioria das espécies de moscas-das-frutas o evita. No entanto, houve a evolução de uma espécie de moscas-das-frutas capaz de tolerar as substâncias químicas e que, portanto, bota seus ovos sobre a planta. (Fotografia de US National Park Service/Bryan Harry.)

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

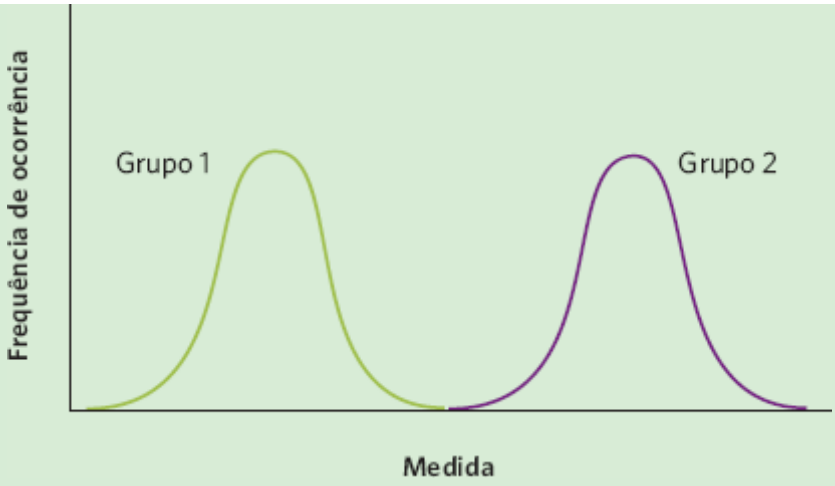
Compreensão da significância estatística

Ao examinar as adaptações das presas, as contra-adaptações dos predadores, ou quaisquer outras medidas ecológicas, com frequência observamos experimentos nos quais os pesquisadores descobrem diferenças entre eles. Até agora, não exploramos como os ecólogos avaliam quando essas diferenças são significativas *versus* quando ocorrem em virtude do acaso.

Para qualquer grupo de medidas, como a concentração de toxinas em joaninhas alimentadas com quantidades altas e baixas de alimentos, haverá uma variação entre os indivíduos de cada grupo. Se fôssemos coletar amostras aleatórias de joaninhas a partir do tratamento com quantidades altas e baixas de alimentos, encontraríamos que a concentração média de toxinas é mais alta no tratamento com alta quantidade de alimento. No entanto, as medidas tiradas de alguns dos indivíduos tratados com muito alimento poderiam sobrepor-se às medidas tiradas de alguns dos indivíduos tratados com baixa quantidade de alimentos. Quando as médias são similares e a distribuição dos dados dos dois grupos está se sobrepondo quase que totalmente, teríamos de concluir que os dois grupos são quase idênticos, independentemente do que estivermos medindo, como mostrado na figura a seguir.



Contrariamente, quando as médias se encontram muito distantes e a distribuição dos dados dos dois grupos não exibe sobreposição, como no caso adiante, estaríamos confiantes de que temos dois grupos de indivíduos completamente diferentes.



Embora essas duas alternativas extremas demonstrem quando dois grupos têm distribuições completamente sobrepostas ou não sobrepostas, é preciso saber quanta sobreposição entre os dois grupos é aceitável, com a finalidade de concluir que os grupos são diferentes um do outro.

Os cientistas concordam que duas distribuições podem ser consideradas "significativamente diferentes" se pudermos amostrar as duas distribuições muitas vezes e observar que as médias daquelas distribuições se sobrepõem em menos de 5% do tempo. Esse valor de corte um tanto arbitrário, mas amplamente aceito, é conhecido como alfa (α). Portanto, dizemos que o nosso limite em relação à significância estatística é $\alpha < 0{,}05$. Determinar que algo tem significância estatística não é o mesmo que declarar que uma diferença entre duas médias é grande, substancial ou importante. Em outras palavras, o uso cotidiano de "significativo" não é sinônimo da utilização científica de "significativamente diferente".

EXERCÍCIO Em "Análise de dados em ecologia | Desvio padrão e erro padrão", no Capítulo 2, mencionamos que quando os dados têm uma distribuição normal, aproximadamente 68% dos dados se situam dentro de um desvio padrão da média, 95% dentro de dois desvios padrão da média e 99,7% dos dados estão dentro de três desvios padrão da média. Com base nessas informações, se você tinha dois grupos com distribuições de dados de formato idêntico, aproximadamente quantos desvios padrão de distância eles deveriam apresentar para que os dois grupos fossem considerados significativamente diferentes?

Uma situação similar existe em relação à borboleta-monarca. Como mencionado em nossa discussão sobre as defesas das presas, a lagarta da monarca é especializada no consumo de plantas leitosas, que produzem substâncias tóxicas. A lagarta da monarca se alimenta diretamente das plantas leitosas, porque evoluiu para resistir aos efeitos de um grupo de substâncias químicas conhecidas como *glicosídios cardíacos*, que podem causar a parada cardíaca de muitos outros herbívoros. Ela também sequestra algumas das substâncias químicas para atuarem como uma defesa contra seus próprios predadores. Em 2012, pesquisadores fizeram uma descoberta surpreendente a respeito da evolução da capacidade dos insetos de consumir plantas que contêm glicosídios cardíacos. Eles descobriram que diversos insetos de diferentes ordens – incluindo moscas, besouros, hemípteros e borboletas – desenvolveram de modo independente as mesmas alterações em um gene que oferece resistência contra os efeitos da toxina. Em resumo, os diferentes grupos de insetos apresentaram uma evolução convergente.

Tolerância

Algumas plantas que não desenvolveram defesas extensivas contra herbívoros adotam uma estratégia alternativa para tolerar a herbivoria. As plantas que adotam essa estratégia são capazes de desenvolver novos tecidos rapidamente, para repor aqueles que são consumidos. Por exemplo, herbívoros com frequência consomem o meristema do topo de uma planta, que é a região da planta em que ocorre a maior parte do crescimento. Quando esse meristema é removido, os meristemas dos caules inferiores começam a sofrer taxas de crescimento mais altas, o que ainda possibilita que a planta apresente aptidão relativamente alta, apesar de ser parcialmente consumida por um herbívoro.

Custos das defesas dos herbívoros

Durante décadas, pesquisadores investigaram se as defesas das plantas surgem com o custo da redução da aptidão. Quando os atributos de defesa são fenotipicamente plásticos, os pesquisadores podem comparar a aptidão dos indivíduos com defesas induzidas contra a aptidão dos não induzidos. Por exemplo, as plantas de tabaco (*Nicotiana sylvestris*) respondem à herbivoria produzindo defesas químicas, incluindo nicotina. Pesquisadores danificaram um grupo de plantas de tabaco para induzir um aumento nas defesas químicas. Como um controle, eles também danificaram um segundo grupo de plantas e, em seguida, trataram as áreas danificadas com um hormônio de plantas que impede a resposta das defesas químicas. Quando posteriormente eles contaram o número de sementes produzido pelos dois grupos, descobriram que o grupo com aumento das defesas químicas produziu menos sementes, como pode ser observado na Figura 14.24.

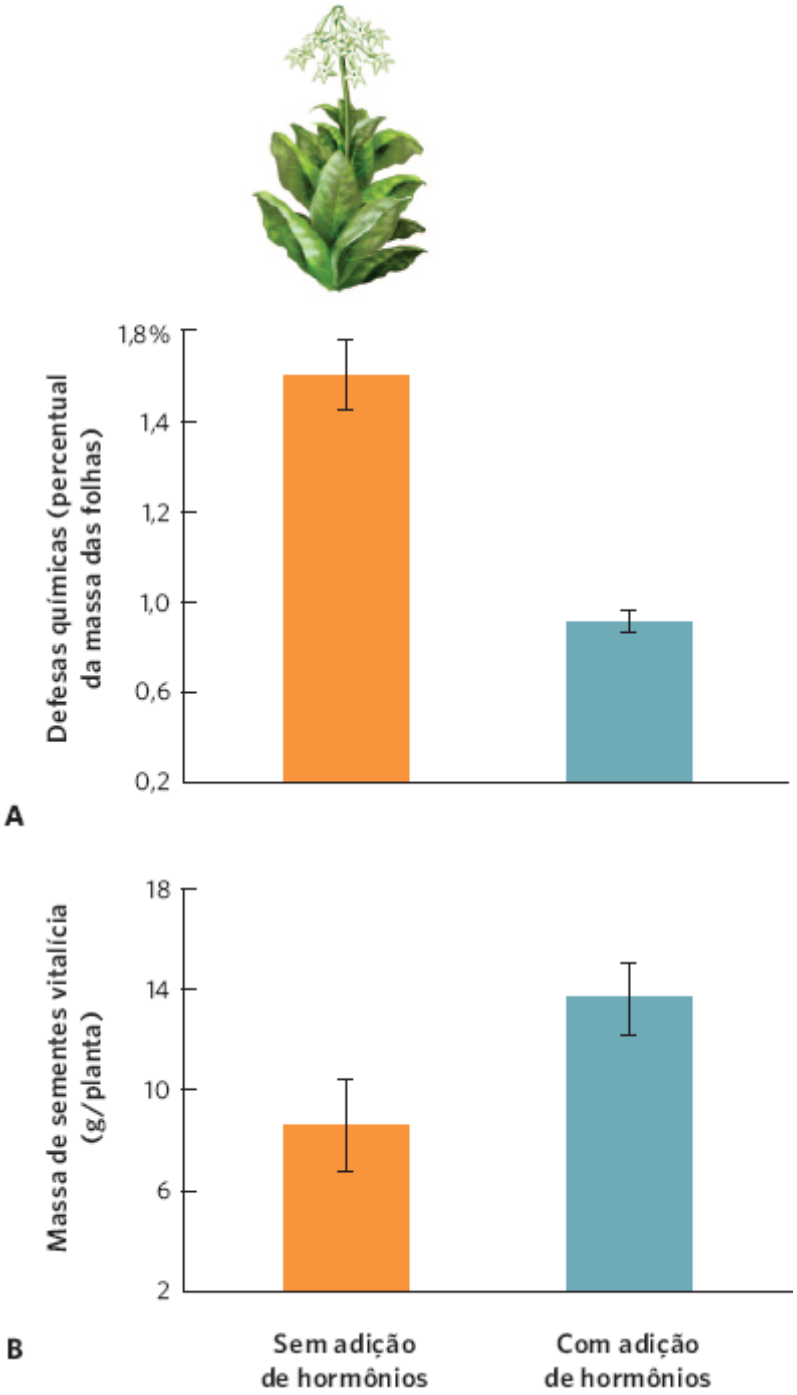


Figura 14.24 Custos das defesas contra herbívoros em plantas de tabaco. Pesquisadores danificaram plantas de tabaco para simular o ato da herbivoria. Em seguida, eles impediram uma resposta química em alguns indivíduos por meio da aplicação de hormônios de plantas nas áreas danificadas das folhas. **A.** Plantas danificadas tratadas com o hormônio produziram quantidade menor de defesas químicas em comparação com as plantas danificadas não tratadas. **B.** Plantas danificadas tratadas com o hormônio de plantas também apresentaram aptidão vitalícia mais alta, como medida pela massa de sementes produzida. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Baldwin IT *et al.* The reproductive consequences associated with inducible alkaloid responses in wild tobacco. *Ecology* 1990;71: 252-262.)

Uma segunda abordagem para a quantificação dos custos das defesas contra os herbívoros é tornar os genes responsáveis pelas defesas não funcionais. Por exemplo, pesquisadores examinaram o crescimento de diferentes genótipos de arabeta, uma pequena planta nativa da Europa e da Ásia. Em 2011, eles relataram que os indivíduos com genes de defesa intactos comumente cresciam mais lentamente que os indivíduos com genes de defesa não funcionais. Isso confirmou que as plantas pagam um custo pelas defesas fixas contra os herbívoros.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

O PROBLEMA COM GATOS E COELHOS

Espécie introduzida na ilha Macquarie. Coelhos introduzidos causaram efeitos devastadores sobre as plantas da ilha, que não tinham uma história evolutiva com coelhos. As tentativas de reduzir as populações de coelhos fizeram com que os gatos ferais substituíssem o consumo de coelhos pelo consumo de aves nativas da ilha. (Fotografia de James Doust, cortesia de Australian Antartic Division.)

Ilhas em todo o mundo com frequência contêm uma diversidade de espécies endêmicas que evoluíram em conjunto por milhões de anos. Como observamos neste capítulo, novas espécies que são introduzidas em ilhas podem apresentar efeitos devastadores sobre as plantas e os animais nativos. Como as espécies nativas não compartilham um histórico evolutivo com as espécies introduzidas, elas não desenvolveram defesas contra os predadores e os herbívoros introduzidos. Essas introduções comumente ocorrem em ilhas. Uma resposta típica é uma tentativa de remover os intrusos e, assim, reverter os efeitos prejudiciais, embora os reais resultados desses esforços possam levar a consequências indesejadas.

Um exemplo disso ocorreu na ilha Macquarie, uma pequena ilha localizada na metade da distância entre a Austrália e a Antártida. As plantas e os animais da ilha existiam em conjunto há eras em um bioma de tundra, que continha uma grande quantidade de aves marinhas e aves terrestres, bem como uma diversidade de plantas, que incluíam gramíneas altas. Os humanos começaram a visitar a ilha no século 19 e trouxeram consigo diversas espécies de animais.

No início do século 19, a ilha foi utilizada por caçadores de focas como um local para repousar e reabastecer seus navios. Esses visitantes introduziram gatos domésticos (*Felis catus*), que logo se tornaram ferais. Embora não existam dados sobre o impacto dos gatos ferais, em geral, presume-se que eles tenham atuado como um mesopredador e tenham feito de presas as abundantes aves da ilha. Em 1878, os caçadores de focas introduziram coelhos europeus (*Oryctolagus cuniculus*) na ilha para atuarem como uma fonte de alimentos sempre que os navegantes retornassem a ela. Apesar do fato de os gatos ferais terem se alimentado dos coelhos, ao longo do tempo a população de coelhos cresceu muito. Os dados coletados desde a década de 1950 até a década de 1970 sugerem que a população de coelhos apresentou grandes flutuações aproximadamente a cada 10 anos, similar àquelas observadas em lebres e outros animais que vivem em altas latitudes ao norte. Como as plantas na ilha não tinham histórico evolutivo com os coelhos, os períodos de altas quantidades de coelhos causaram efeitos devastadores sobre a abundância de espécies de plantas palatáveis; quando a população de coelhos apresentou grandes declínios, a vegetação se recuperou.

Como os períodos de populações grandes de coelhos causaram efeitos tão adversos sobre a vegetação da ilha, os cientistas introduziram a mosca-do-coelho-europeu (*Spilopsyllus cuniculi*) em 1968. As moscas podem transmitir o vírus *Myxoma*, que causa a doença mixomatose, fatal para os coelhos. Os cientistas rapidamente verificaram que o vírus não persistia bem na ilha, de modo que, com início em 1978, eles o reintroduziram todos os anos. O vírus apresentou seu efeito desejado e fez a a população de coelhos despencar de 130.000 indivíduos em 1978 para menos de 20.000 indivíduos na década de 1980. À medida que a população de coelhos declinou, a vegetação da ilha começou a se recuperar. Contudo, as alterações na comunidade da ilha não acabaram ali.

Com o rápido declínio dos coelhos, os gatos da ilha exibiram um comportamento de substituição de presas – descrito em nossa discussão sobre as respostas funcionais dos predadores – e adicionaram mais aves à sua dieta. Eles consumiram uma estimativa de 60.000 aves marinhas por ano e causaram a extinção de duas espécies de aves terrestres endêmicas. Para ajudar a salvar as aves indefesas da ilha, oficiais do governo decidiram erradicar todos os gatos.

Com início em 1985, os cientistas removeram 100 a 200 gatos da ilha a cada ano. Uma análise dos estômagos de gatos em 1997 indicou que, embora a população de gatos estivesse matando as aves, ela ainda estava consumindo aproximadamente 4.000 coelhos ao ano, de modo que os gatos – em combinação com o vírus *Myxoma* – provavelmente ainda estavam regulando a população de coelhos.

Quando o último gato foi removido em 2000, a comunidade da ilha respondeu rapidamente. Por exemplo, cinco espécies de aves marinhas começaram a se reproduzir na ilha, algumas das quais não haviam se reproduzido ali por mais de 80 anos. Os coelhos também responderam. De 1985 a 2000, a população de coelhos aumentou de aproximadamente 10.000 para mais de 100.000 indivíduos. Esse aumento provavelmente foi causado por uma combinação de menos gatos predadores, uma recuperação da abundância das plantas e um declínio na quantidade de vírus distribuída a cada ano. Em 2006, havia 130.000 coelhos, e estes herbívoros haviam consumido tanta vegetação, que partes da ilha se assemelhavam a uma grama aparada baixa.

Essas mudanças na ilha sublinharam a importância de compreender todas as interações que as espécies introduzidas podem ter sobre uma comunidade, incluindo interações entre as próprias espécies introduzidas. No caso da ilha Macquarie, ficou claro para os cientistas que a remoção dos gatos introduzidos não foi suficiente para retornar a comunidade da ilha à sua condição original. Os coelhos introduzidos também deveriam ser removidos. Como resultado, o governo australiano concordou em gastar US$ 24 milhões para remover os coelhos da ilha, bem como diversos outros mamíferos introduzidos, incluindo camundongos e ratos. O veneno para coelhos, distribuído por toda a ilha em 2011, obteve muito sucesso na morte da maioria dos coelhos. Em 2012, caçadores e seus cães foram trazidos à ilha para eliminar os poucos coelhos remanescentes. O sucesso desse último esforço determinará se uma ilha que havia sido invadida por predadores e herbívoros introduzidos pode, algum dia, retornar ao seu estado original.

Fontes: Bergstrom DM *et al*. Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *Journal of Applied Ecology* 2009;46: 83-81.
Dowding JE *et al*. Cats, rabbits, *Myxoma* virus, and vegetation on Macquarie Island: A comment on Bergstrom *et al*. *Journal of Applied Ecology* 2009; 46: 1129-1132.
Bergstrom DM *et al*. Management implications of the Macquarie Island trophic cascade revisited: A reply to Dowding *et al*. *Journal of Applied Ecology* 2009;46: 1133-1136.
http://www.abc.net.au/news/2012-04-19/rabbit-hunters-head-to-macquarie-island/3961270

RESUMO DO CAPÍTULO

- **Predadores e herbívoros podem limitar a abundância das populações.** Com a utilização de observações na natureza e experimentos de manipulação, ecólogos observaram que os predadores comumente limitam a abundância das presas e que os herbívoros comumente limitam a abundância dos produtores.

- **Populações de consumidores e populações consumidas flutuam em ciclos regulares.** As populações que apresentam ciclos foram observadas com frequência na natureza e recriadas em experimentos laboratoriais. Defasagens nos tempos de resposta da movimentação e reprodução dos predadores, ligadas às alterações na abundância das presas, causam esses ciclos. Foram desenvolvidos modelos matemáticos para mimetizar o comportamento de apresentação de ciclos das populações de predadores e presas.

- **A predação e a herbivoria favorecem a evolução das defesas.** As presas desenvolveram uma ampla diversidade de defesas, incluindo defesas comportamentais, defesas mecânicas, defesas químicas, cripsia e mimetismo. Produtores desenvolveram defesas contra os herbívoros, incluindo defesas mecânicas, defesas químicas e tolerância. As defesas desenvolvidas são geralmente custosas e podem, às vezes, ser contrabalançadas por adaptações subsequentes nos predadores.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Como você testaria experimentalmente se grupos de antílopes africanos afetam a abundância das plantas nas quais pastam?

2. Explique por que um herbívoro que consome muitas espécies diferentes de plantas pode obter menos sucesso na regulação da abundância de uma espécie de planta bem defendida, em comparação com um herbívoro que é especializado no consumo de uma única espécie de planta.

3. No experimento clássico de Huffaker CF com ácaros e laranjas, quais mecanismos possibilitaram que as populações de predadores e presas persistissem?

4. Quais fatores determinam a duração dos ciclos populacionais e quais determinam a magnitude da alteração nos tamanhos populacionais?

5. Explique em palavras a equação do modelo de Lotka-Volterra com relação à alteração nos tamanhos populacionais de presas e predadores.

6. De acordo com o modelo de Lotka-Volterra de interações de predadores e presas, por que as populações de predadores e presas apresentam ciclos?

7. Como a formação da imagem de busca e o comportamento de substituição de presas levam a uma resposta funcional do tipo III nos predadores?

8. Compare e confronte a resposta numérica e a resposta funcional de um predador.

9. Como uma resposta funcional do tipo II pode evitar que um predador controle uma grande população de presas?

10. Explique as causas de uma corrida de grupos evolutivos entre consumidores e as espécies que eles consomem.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | RESPOSTA FUNCIONAL DOS LOBOS

No Gates of the Arctic National Park no Alasca, pesquisadores monitoraram as densidades de lobos e de suas principais presas, incluindo o caribu (*Rangifer tarandus*). Para compreender se os lobos possivelmente poderiam regular o crescimento da população de caribus, eles queriam saber a forma da resposta funcional dos lobos. Eles poderiam fazer isso determinando o número de caribus mortos pelos lobos em diferentes áreas e em diferentes ocasiões do ano.

Usando os dados desse estudo, plote a relação entre a densidade de caribus e o número de caribus mortos por lobo. Em seguida, plote a relação entre a densidade de caribus e a proporção de caribus mortos por lobo.

Com base em seus gráficos, qual tipo de resposta funcional os lobos apresentam?

DADOS DE LOBOS E CARIBUS

DENSIDADE DE CARIBUS (NÚMERO/km^2)	NÚMERO DE CARIBUS MORTOS POR LOBO (AO DIA)	PROPORÇÃO DE CARIBUS MORTOS POR LOBOS (AO DIA)
0,1	0,50	1,80
0,2	0,70	0,90
0,3	0,90	0,50
0,4	0,95	0,30
0,5	0,98	0,22
1,0	1,00	0,15
1,5	1,01	0,10
2,0	1,02	0,07
2,5	1,03	0,05
3,0	1,03	0,04

CAPÍTULO 15

Parasitismo e Doenças Infecciosas

Caracol âmbar parasitado. O caracol à direta apresenta um pedúnculo ocular normal, que é pálido e fino, e outro que está infectado por um parasita platelminto, que faz com que o pedúnculo ocular se torne aumentado em tamanho e colorido. Ele também pulsa de um modo que é atrativo para aves predadoras. (Fotografia de Alex Teo Khek Teck via Flickr.)

A Vida dos Zumbis

Os filmes de zumbis são assustadores porque estes são representados como mortos-vivos em busca de vítimas que serão transformadas em mais zumbis. No entanto, algo semelhante a isso ocorre comumente na natureza – algumas espécies de parasitas infectam um hospedeiro e assumem o controle da sua vida para o seu próprio benefício.

Considere o caso do caracol âmbar (*Succinea putris*) da Europa. Esse animal vive ao longo das bordas de riachos e lagos e, em geral, passa o seu tempo na sombra da vegetação terrestre, onde mastiga as folhas e permanece escondido dos olhos de aves predadoras. Um caracol âmbar ocasionalmente consumirá fezes de aves, que, por vezes, contêm os ovos de um parasita platelminto (*Leucochloridium paradoxum*). Esses ovos eclodem dentro do caracol e crescem; no entanto, para se reproduzirem, os parasitas devem realizar o próximo estágio das suas vidas dentro de uma ave. Para conquistar esse objetivo, as larvas lentamente percorrem o trajeto até dentro dos pedúnculos oculares do caracol; os quais geralmente são pálidos e finos, mas a infecção parasitária faz com que eles se tornem maiores em tamanho e apresentem faixas coloridas que pulsam de um modo parecido com uma lagarta em movimento. Os parasitas também assumem o controle do

cérebro do caracol e o forçam a subir pelo caule de uma planta, o que não é algo que um caracol âmbar costuma fazer. Os caracóis que sobem nos caules de plantas são percebidos com mais facilidade pelas aves predadoras e, como os pedúnculos oculares se assemelham a lagartas, as aves consomem os caracóis infectados. O parasita completa o segundo estágio de sua vida dentro da ave e o ciclo continua. O platelminto se reproduz, seus ovos deixam a ave por meio das fezes, e os caracóis os consomem.

> **"A capacidade dos parasitas de atuar como manipuladores de marionetes sobre o comportamento de suas vítimas é apenas uma das maneiras que os parasitas desenvolveram para melhorar a sua aptidão."**

Os parasitas conseguem controlar o comportamento de muitos animais diferentes. Na Tailândia, por exemplo, formigas-carpinteiras (*Camponotus leonardi*) geralmente passam seu tempo vivendo em ninhos na copa da floresta tropical quente e seca. Ocasionalmente, as formigas-carpinteiras se movimentam da copa até o chão, onde podem estar expostas aos esporos do fungo *Ophiocordyceps unilateralis*, assim denominado fungo das formigas-zumbi, antes de voltarem para os seus ninhos. Uma formiga infectada se move, em seguida, para baixo até a vegetação de sub-bosque úmida. Ela para a aproximadamente 25 cm do chão, em um local até o qual muitas formigas anteriormente infectadas também se movimentaram, conhecido pelos pesquisadores como o "cemitério de formigas". Aqui, ela morde o lado inferior de uma folha e mantém esta mordida em uma veia da folha até morrer. Após a morte da formiga, o fungo desenvolve uma estrutura produtora de esporos para fora da cabeça da formiga e libera seus esporos no ambiente.

Formiga-carpinteira infectada. Na Tailândia, as formigas-carpinteiras que são infectadas por um fungo descem rastejando das copas e aderem ao lado inferior de uma folha, ao morder a veia da folha e, em seguida, morrer. Após a morte, uma haste produtora de esporos cresce para fora da cabeça da formiga e libera seus esporos no ambiente. (Fotografia de David Hughes/Penn State University.)

Esse comportamento incomum da formiga não a beneficia a, mas sim o fungo. A umidade mais alta encontrada na parte inferior da floresta tropical é mais adequada para o crescimento fúngico do que as condições mais secas no alto, nas copas. Além disso, se a formiga infectada morresse no seu ninho na copa, suas colegas de ninho removeriam o corpo antes que o fungo pudesse causar o crescimento da estrutura produtora de esporos, que é crítica para a sua reprodução.

A capacidade dos parasitas de atuar como manipuladores de marionetes sobre o comportamento de suas vítimas é apenas uma das maneiras que os parasitas desenvolveram para melhorar a sua aptidão. Como descobriremos neste capítulo, os parasitas apresentam grande diversidade de formas, e seus efeitos sobre os hospedeiros podem variar desde leve a letal. As adaptações que possibilitam que os parasitas infectem os hospedeiros e as adaptações que ajudam estes a resistir às infecções por parasitas oferecem percepções intrigantes a respeito das estratégias das interações de parasitas e hospedeiros.

Fontes: Andersen SB *et al*. The life of a dead ant: The expression of an adaptive extended phenotype. *American Naturalist* 174 (2009): 424-433.
Hughes DP *et al*. Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. *BMC Ecology* 11 (2011): 13.
Lefevre T, Thomas F. Behind the scene, something else is pulling the strings: Emphasizing parasitic manipulation in vector-borne diseases. *Infection, Genetics and Evolution* 8 (2008): 504-519.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Muitos tipos diferentes de parasitas afetam a abundância das espécies de hospedeiros.
- A dinâmica dos parasitas e dos hospedeiros é determinada pela capacidade dos parasitas de infectar os hospedeiros.

- As populações de parasitas e hospedeiros comumente flutuam em ciclos regulares.
- Os parasitas desenvolveram estratégias de ataque, enquanto os hospedeiros desenvolveram estratégias defensivas.

▶ A luta entre os parasitas e os hospedeiros produziu muitos exemplos fascinantes de interações ecológicas e adaptações evolutivas. No Capítulo 1, definimos um parasita como um organismo que vive dentro ou sobre outro organismo, denominado hospedeiro, e que causa efeitos prejudiciais à medida que consome os recursos do hospedeiro. Alguns hospedeiros têm **resistência às infecções**, que é sua capacidade de evitar a ocorrência da infecção; enquanto outros hospedeiros têm **tolerância às infecções**, que é a capacidade de minimizar o dano que uma infecção pode causar. O número de parasitas de uma determinada espécie que um hospedeiro individual consegue abrigar é denominado como a **carga parasitária** do hospedeiro. Em geral, um parasita tem somente uma ou poucas espécies de hospedeiros, embora um determinado hospedeiro possa conter dúzias de espécies de parasitas. De fato, estima-se que aproximadamente metade de todas as espécies na Terra seja de parasitas.

Quando os parasitas causam uma doença infecciosa, nós os chamamos de *patógenos*. No entanto, a infecção por um patógeno nem sempre resulta em doença. Por exemplo, os humanos podem ser infectados pelo vírus da imunodeficiência humana (HIV), mas podem nunca apresentar os sintomas da doença conhecida como síndrome da imunodeficiência adquirida (AIDS). Em muitos casos, não se sabe o que causa a transição da infecção de um hospedeiro por um patógeno até a apresentação da doença.

As doenças infecciosas implicam muitos gastos para as pessoas; a Organização Mundial da Saúde estima que mais de 25% de todas as mortes humanas sejam causadas por doenças infecciosas. Observe que apenas as doenças infecciosas são causadas por patógenos; existem muitas doenças não infecciosas nas quais os patógenos não desempenham uma função.

Resistência às infecções A capacidade de um hospedeiro evitar a ocorrência de infecção.

Tolerância às infecções A capacidade de um hospedeiro minimizar o dano que uma infecção pode causar.

Carga parasitária O número de parasitas de uma determinada espécie que um hospedeiro individual pode abrigar.

Neste capítulo, teremos como foco a interação dos parasitas com seus hospedeiros. Nos capítulos posteriores, discutiremos a função maior que os parasitas podem desempenhar nas comunidades e nos ecossistemas. Iniciaremos com a observação dos muitos tipos diferentes de parasitas que existem, incluindo aqueles que causam grandes efeitos em comunidades ecológicas, plantações, animais domesticados e na saúde humana. Em seguida, examinaremos os fatores que determinam se os parasitas podem infectar hospedeiros, se propagar rapidamente por uma população e causar efeitos prejudiciais generalizados. Como os modelos matemáticos podem nos ajudar a compreender a dinâmica populacional das espécies que interagem, também discutiremos os modelos parasita-hospedeiro. Finalmente, consideraremos como os parasitas evoluíram para aumentar suas chances de infectar os hospedeiros, e como os hospedeiros evoluíram para combater o risco de infecções.

Muitos tipos diferentes de parasitas afetam a abundância das espécies de hospedeiros

Os parasitas normalmente têm necessidades específicas de *habitats* e, em consequência, vivem em locais específicos no organismo de um hospedeiro. Nos humanos, por exemplo, os parasitas observam que determinadas partes do corpo são *habitats* altamente adequados. Como ilustrado na Figura 15.1, os piolhos vivem nos cabelos, o verme do fígado reside no fígado, o fungo que causa o pé de atleta reside nos pés, e assim por diante.

Podemos classificar a ampla diversidade de parasitas como *ectoparasitas* ou *endoparasitas*; ambos são comuns em plantas e animais. Os **ectoparasitas** são parasitas que vivem no exterior dos organismos, enquanto os **endoparasitas** vivem dentro dos organismos. Cada estilo de vida apresenta vantagens e desvantagens, como resumido na Tabela 15.1. Por exemplo, pelo fato de os ectoparasitas viverem no exterior de seus hospedeiros, eles não precisam combater o sistema imunológico do hospedeiro, e podem se movimentar facilmente para dentro e para fora dele. Além disso, não causam doenças em seu hospedeiro de modo direto. Por outro lado, como os endoparasitas vivem dentro de seus hospedeiros, precisam combater o sistema imunológico, e podem ter dificuldades para entrar e sair do corpo do hospedeiro. Os endoparasitas têm a vantagem de estarem protegidos contra o ambiente externo e, portanto, não estão expostos à maioria de seus inimigos. Além disso, viver dentro do hospedeiro proporciona aos endoparasitas um fácil acesso aos líquidos corporais do hospedeiro, dos quais se alimentam. Por outro lado, os ectoparasitas estão expostos às condições variáveis do ambiente externo, incluindo os inimigos naturais, e precisam encontrar um modo de perfurar a carne de seu hospedeiro para que possam se alimentar. Nesta seção, discutiremos alguns dos tipos mais comuns de ectoparasitas e endoparasitas, e os efeitos que eles têm sobre seus hospedeiros.

Ectoparasita Um parasita que vive no exterior de um organismo.

Endoparasita Um parasita que vive dentro de um organismo.

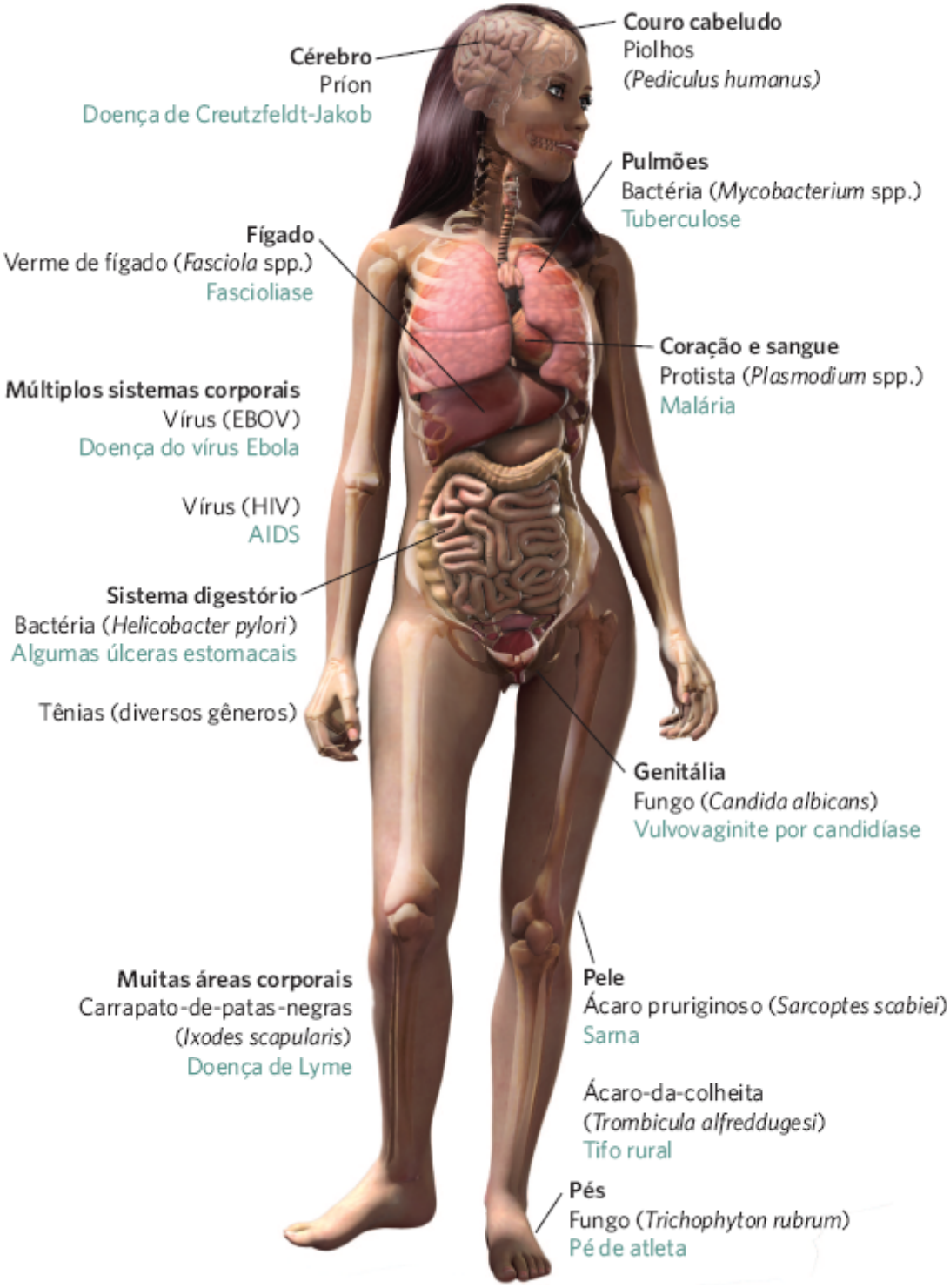


Figura 15.1 ***Habitats preferidos.*** Os parasitas têm *habitats* preferidos em seus hospedeiros. O corpo humano, por exemplo, oferece ampla diversidade de *habitats* para os parasitas.

Tabela 15.1 Comparação das consequências dos estilos de vida de endoparasitas e ectoparasitas.

FATOR	ECTOPARASITAS	ENDOPARASITAS
Exposição aos inimigos naturais	Alta	Baixa
Exposição ao ambiente externo	Alta	Baixa
Dificuldade de entrar e sair do hospedeiro, para o parasita ou sua prole	Baixa	Alta

Exposição ao sistema imunológico do hospedeiro	Baixa	Alta
Facilidade de se alimentar no hospedeiro	Baixa	Alta

ECTOPARASITAS

Diversos organismos vivem como ectoparasitas, como mostrado na Figura 15.2. A maioria dos ectoparasitas que atacam animais é de artrópodes. Entre os ectoparasitas mais bem conhecidos, estão dois grupos de aracnídeos – carrapatos e ácaros – e dois grupos de insetos – piolhos e pulgas. Existem muitos outros grupos de ectoparasitas, incluindo sanguessugas e algumas espécies de peixes lampreia. Cada um desses animais se fixa em um hospedeiro e consome o sangue e outros líquidos corporais do hospedeiro.

As plantas também têm ectoparasitas, mas eles são mais comumente nematódeos – também conhecidos como vermes cilíndricos – ou outras espécies de plantas. Os nematódeos parasitas de plantas vivem no solo e se alimentam das suas raízes. Os vermes de 1 mm de comprimento aderem à raiz de uma planta, injetam enzimas digestórias que decompõem as células da raiz e, em seguida, consomem a lama resultante. Esse comportamento parasitário pode reduzir o crescimento, a reprodução e a sobrevivência do hospedeiro.

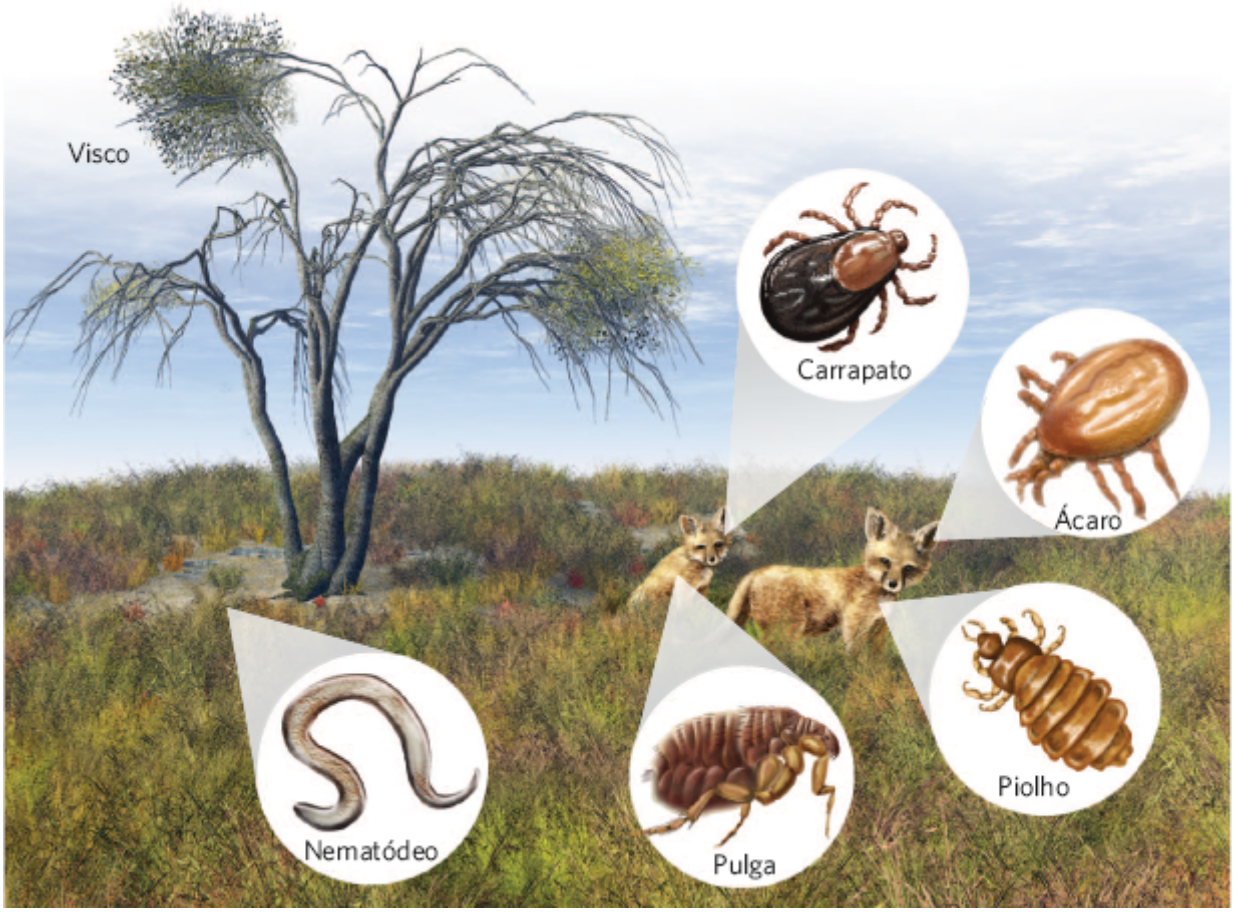


Figura 15.2 Ectoparasitas. Os ectoparasitas são parasitas que vivem aderidos ao exterior de seu hospedeiro. Ectoparasitas comuns incluem carrapatos, pulgas, piolhos, ácaros, viscos e nematódeos.

Aproximadamente 4.000 espécies de plantas vivem como ectoparasitas em outras plantas. Por exemplo, os viscos embutem órgãos semelhantes a raízes nos ramos de árvores e arbustos. Como essas plantas têm suas raízes dentro do hospedeiro e seus brotos fora do hospedeiro, por vezes, são classificadas como *hemiparasitas*. As folhas do visco realizam a fotossíntese, mas a planta obtém água e minerais da planta hospedeira. Algumas espécies, como os viscos-anões (no gênero *Arceuthobium*) causam morte em coníferas – em particular, sob condições secas – ao extrair muito da água e dos nutrientes do hospedeiro. Em algumas espécies de visco, a fruta da planta é consumida por aves, que inadvertidamente dispersam as sementes da fruta quando defecam sobre os ramos de outras árvores e arbustos. Outras espécies de viscos são capazes de projetar as sementes lateralmente por até 15 m.

ENDOPARASITAS

Os endoparasitas podem ser classificados como *intracelulares* ou *intercelulares*. Como o nome diz, os parasitas intracelulares vivem dentro das células de um hospedeiro, enquanto os intercelulares vivem nos espaços entre as células, que incluem as cavidades do corpo de um hospedeiro. Os parasitas intracelulares são muito pequenos; exemplos incluem vírus, pequenos fragmentos proteicos conhecidos como *príons* e alguns tipos de bactérias e protistas. Os parasitas intercelulares são muito maiores; exemplos incluem alguns tipos de protozoários e bactérias, fungos, e um grupo de vermes conhecidos como *helmintos*, que incluem os nematódeos. Cada um desses grupos pode causar efeitos significativos sobre a sobrevivência, crescimento e reprodução de seu hospedeiro. Como os endoparasitas geralmente causam doenças, eles podem alterar a abundância das espécies de hospedeiros e alterar a composição das comunidades ecológicas.

Vírus

No fim do século 19, os pesquisadores lutaram para encontrar a causa de uma doença que atacava as plantas de tabaco. Eles perceberam que o patógeno era muito pequeno para ser uma bactéria. Após muitos anos de pesquisa, conseguiram identificá-lo como um vírus, que denominaram vírus do mosaico do tabaco. As plantas infectadas apresentam um mosaico de cores em suas folhas e também podem apresentar crescimentos que se assemelham a bolhas (Figura 15.3). Embora esse vírus tenha sido descoberto pela primeira vez no tabaco, atualmente, sabemos que ele pode infectar mais de 150 espécies de plantas. Os vírus que infectam plantas podem apresentar um efeito devastador sobre a produção alimentar, o que os torna uma questão de grande preocupação para fazendeiros e consumidores.

Figura 15.3 Vírus do mosaico do tabaco. As plantas infectadas com o vírus do mosaico do tabaco, como esta planta do tabaco, desenvolvem bolhas e áreas claras em suas folhas. Esses efeitos podem causar reduções substanciais no crescimento da planta. (Fotografia de Nigel Cattlin/Science Source.)

Os animais também podem ser infectados por muitos vírus patogênicos diferentes. Por exemplo, existem gêneros diferentes do poxvírus, que podem infectar os mamíferos: a varíola bovina no gado, a varíola dos macacos em primatas e roedores e a varíola em humanos. Animais ungulados, como os cervos, os bovinos e os ovinos, são suscetíveis ao vírus da língua azul, que pode causar altas taxas de mortalidade. Analogamente, o vírus do oeste do Nilo – assim chamado pelo fato de o primeiro caso humano conhecido ter sido na região do oeste do Nilo da Uganda, em 1937 – pode ser altamente letal para algumas espécies de aves. Os mosquitos que transmitem esse vírus costumam transmitir a doença para as aves, mas, ocasionalmente, a cavalos e humanos, ambos os quais podem morrer da infecção. O vírus chegou aos EUA em 1999 e se propagou rapidamente. Diversas espécies de aves norte-americanas apresentaram altas taxas de mortalidade, incluindo os gaios-azuis (*Cyanocitta cristata*), os melros americanos e os corvos americanos (*Corvus brachyrhynchos*). Ao mesmo tempo, cavalos e pessoas começaram a se tornar infectadas. Na década seguinte à introdução do vírus nos EUA, mais de 1.000 pessoas morreram. Em consequência, os agentes de saúde pública nos EUA fizeram grandes esforços para reduzir as populações dos mosquitos que propagam a doença. Esses esforços, possivelmente combinados com a evolução da redução da virulência pelo patógeno, causaram o declínio do número de infecções e mortes de modo dramático de 2003 a 2011, como ilustrado na Figura 15.4. No entanto, em 2012, houve novamente um aumento brusco no número de infecções e mortes nos EUA. Acredita-se que esse aumento tenha ocorrido em virtude de condições excepcionalmente quentes e úmidas, combinadas com a chuva abundante, que criou uma grande quantidade de águas paradas, nas quais os mosquitos puderam se reproduzir e, subsequentemente, criar uma grande população adulta.

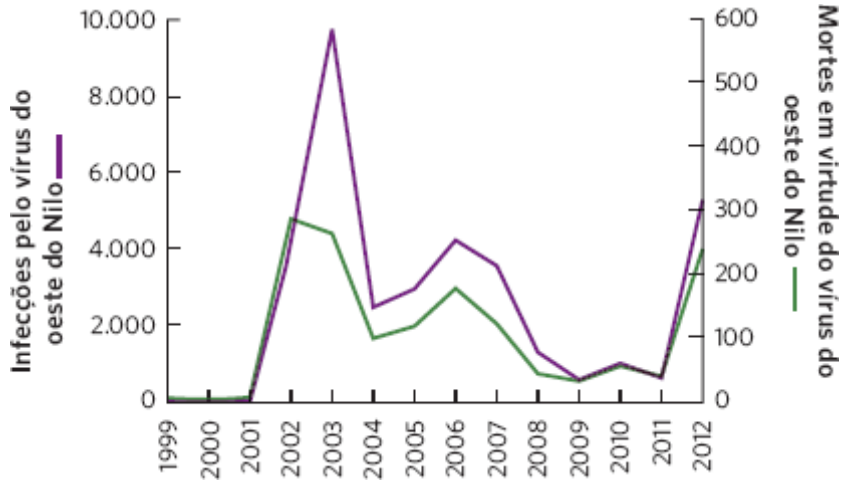


Figura 15.4 Infecções e mortes humanas em virtude do vírus do oeste do Nilo nos EUA. Após a introdução do vírus nos EUA, em 1999, o número de infecções e mortes humanas aumentou rapidamente até 2003. Esforços para controlar as populações de mosquitos (que transportam o vírus) causaram um declínio brusco nesses efeitos nos humanos até 2011. No entanto, em 2012, temperaturas excepcionalmente quentes, com alta precipitação em algumas regiões do país, resultaram em grandes populações de mosquitos e em um novo surto de infecções e mortes pelo vírus do oeste do Nilo. Observe que os dois eixos *y* têm escalas diferentes. (Dados de http://www.cdc.gov/ncidod/dvbid/westnile/surv&control.htm#maps.)

Tanto os mamíferos quanto as aves são suscetíveis às cepas do vírus da gripe. Por exemplo, uma cepa de gripe, conhecida como *gripe espanhola*, é causada pelo vírus H1N1 que costuma infectar apenas aves; em 1918, no entanto, também infectou humanos. Os pesquisadores formulam a hipótese de que o vírus sofreu uma mutação que possibilitou que sobrevivesse em humanos e infectasse outros humanos de modo direto. Eles acreditam que os humanos inicialmente contraíram a doença ao manusear patos domesticados e galinhas. Contudo, após o vírus ter encontrado sua rota até os humanos, ele se propagou rapidamente por todo o mundo e matou até 100 milhões de pessoas. Mais recentemente, o vírus H1N1 foi encontrado em fazendas de porcos, motivo pelo qual o patógeno também apresenta o nome *gripe suína.*

Em 2006, uma cepa similar de vírus, conhecida como *gripe aviária*, ou H5N1, infectou e matou um grande número de aves e também passou das aves domésticas para os humanos. Centenas de milhares de aves domésticas foram mortas em uma tentativa de interromper a propagação do vírus (Figura 15.5). Em 2012, a Organização Mundial da Saúde relatou que 595 pessoas haviam sido infectadas pela gripe aviária e que mais da metade delas havia morrido. A capacidade dos patógenos de serem transmitidos a partir dos hospedeiros tradicionais para hospedeiros humanos, como discutiremos na próxima seção, causa grandes preocupações com relação à saúde humana no futuro.

Príons

Os príons são uma categoria de parasitas patogênicos recentemente descoberta. Todos os príons têm início como uma proteína benéfica no cérebro de um animal, mas, ocasionalmente, uma proteína se dobra em um formato incorreto e se torna patogênica. Os príons não contêm qualquer RNA ou DNA; em vez disso, se replicam ao entrar em contato com as proteínas normais e causam o seu dobramento de modo incorreto, com o primeiro príon atuando como um modelo.

Figura 15.5 Controle da propagação da gripe aviária. Como uma tentativa de interromper a propagação da gripe aviária, milhões de aves domesticadas na Ásia foram mortas e seus corpos foram queimados. (Fotografia de SONNY TUMBELAKA/AFP/Getty Images.)

Uma das doenças mais conhecidas causada por príons é a encefalopatia espongiforme bovina, comumente conhecida como doença da vaca louca. Essa doença, que é sempre fatal, foi assim denominada em virtude do modo como as vacas infectadas perdem o controle de seu corpo, como se tivessem ficado loucas. Embora as vacas não possam transmitir os príons entre si, na década de 1980, era uma prática comum alimentar as vacas com os remanescentes ralados de outras vacas no solo. As vacas que consumiram os príons mutados do gado morto se infectavam e, finalmente, passavam a infecção adiante, para os humanos. Mais de 150 pessoas morreram em virtude da doença da vaca louca. Atualmente, novas regras proíbem a alimentação de outros bovinos com bovinos mortos, e a incidência da doença declinou.

A doença debilitante crônica é causada por um príon mais comum. Ela infecta membros da família dos cervos, incluindo o veado-de-cauda-branca, o veado-mula (*Odocoileus hemionus*), os alces e o alce americano. Os indivíduos infectados pela doença debilitante crônica excretam príons, que posteriormente são inadvertidamente consumidos por outros indivíduos. Os indivíduos infectados começam a perder peso e finalmente morrem (Figura 15.6). Atualmente, a doença debilitante crônica está concentrada no Colorado e no Wyoming, mas um pequeno número de cervos infectados foi descoberto em outras regiões dos EUA e do Canadá.

Protozoários

Os protozoários são um grupo de parasitas que podem causar diversas doenças. Por exemplo, diversos protozoários causam diarreia em humanos e em outros animais. Eles também são a fonte da malária em humanos e da malária aviária em aves. A malária é transmitida por mosquitos que adquirem os protistas quando se alimentam em um indivíduo afetado e, em seguida, os transferem para outros não infectados quando se alimentam deles. No Havaí, bem como em algumas outras partes do mundo, não existe a presença histórica da malária aviária, de modo que as aves das ilhas do Havaí não desenvolveram defesas contra os protistas. Mosquitos foram introduzidos acidentalmente no Havaí no início do século 19 e, no início do século 20, os protistas que causam a malária aviária também chegaram, o que contribuiu para o declínio e a extinção de muitas espécies de aves nativas nessas ilhas.

Bactérias

Os parasitas bacterianos podem causar ampla diversidade de doenças em plantas e animais. Nas plantas, as infecções bacterianas podem causar folhas pintadas, caules murchos, superfícies descamadas e grandes crescimentos de tecidos anormais, conhecidos como *vesículas* (Figura 15.7). Como as bactérias precisam entrar em uma planta através de uma lesão nos seus tecidos, elas comumente precisam da ajuda de herbívoros que perfuram os tecidos das plantas.

A infecção bacteriana em animais também pode ser bastante prejudicial para o hospedeiro. Uma das primeiras espécies de bactérias mortais descobertas foi o antraz (*Bacillus anthracis*). O antraz, originalmente isolado em vacas e ovelhas, também é altamente letal para os humanos. Após um período de incubação de aproximadamente 1 semana, a população bacteriana crescente começa a liberar compostos tóxicos que causam sangramento interno, que com frequência causa morte rápida. Outros patógenos bacterianos comuns incluem aqueles que causam a peste, a pneumonia, a salmonela, a hanseníase e muitas doenças sexualmente transmissíveis; todas as quais ocorrem em uma grande diversidade de animais.

Figura 15.6 Doença debilitante crônica. Um cervo infectado por príons que causam doença debilitante crônica perde peso e finalmente morre. (Fotografia de cortesia de Mike Hopper, Game Warden, Kansas Department of Wildlife, Parks & Tourism.)

A

B

Figura 15.7 Doença bacteriana em plantas. Doenças comuns de plantas que são causadas por bactérias incluem (**A**) buraco-de-bala, tal como esta *Pseudomonas syringae mors-prunorum* em uma cerejeira e (**B**) vesícula coroada (*Rhizobium radiobacter*), mostrada em uma bétula na Inglaterra. (Fotografias de (A) Nigel Cattlin/Science Source; e (B) Caroline Morgan.)

Fungos

Os parasitas fúngicos têm grandes impactos ecológicos sobre uma ampla diversidade de plantas e animais. As doenças fúngicas devastaram muitas espécies de plantas dominantes, incluindo fontes de alimentos críticas para os humanos. Diversas espécies de árvores na América do Norte sofreram declínios tremendos causados por fungos patogênicos que foram introduzidos da Europa e da Ásia. A nogueira-americana, anteriormente, era uma das espécies de árvores mais altas nas florestas temperadas do leste dos EUA, e compunha até 50% de todas as árvores na floresta. Também era uma das árvores mais apreciadas pela madeira, bem como pela produção de bolotas comestíveis em todos os outonos. Por volta de 1900, no entanto, espécies de nogueiras-do-japão importadas para Nova York inadvertidamente transportavam um fungo (*Cryphonectria parasitica*). Embora estas nogueiras tivessem uma longa história evolutiva com o fungo e, portanto, fossem resistentes aos seus efeitos danosos, as nogueiras-americanas não tinham esse histórico. Em consequência, a nogueira-americana rapidamente sucumbiu à doença, conhecida como ferrugem da castanha, causada pelo fungo. O declínio das nogueiras provavelmente também apresentou efeitos generalizados sobre muitas espécies de animais que dependiam das grandes safras de bolotas da árvore para sua alimentação. Atualmente, a nogueira-americana é bastante rara; plântulas podem surgir das sementes, mas, ao final, se tornam infectadas pelo fungo e morrem precocemente.

Problemas similares ocorreram com outras árvores, incluindo o olmo-americano (*Ulmus americana*). O olmo era muito plantado ao longo das ruas norte-americanas, em virtude de seus ramos arqueados e atraentes que proporcionavam sombra (Figura 15.8A). Na década de 1930, um fungo da Ásia foi introduzido na Europa e na América do Norte, o que causou um rápido declínio nos olmos. Como a doença fúngica foi descrita pela primeira vez por pesquisadores na Holanda, ela é conhecida como doença do olmo-holandês. O olmo-americano não apresentava histórico evolutivo com o fungo asiático, e 95% dos olmos em toda a América do Norte sucumbiram (Figura 15.8B). A pequena quantidade de árvores remanescentes

parece ser resistente à doença, e os pesquisadores atualmente estão trabalhando para reintroduzir esses genótipos resistentes de volta nas florestas do leste.

Alguns parasitas fúngicos também danificam as plantações. Um dos exemplos mais conhecidos é um grupo de fungos que causa uma doença conhecida como *ferrugem*. Durante toda a história da humanidade, as doenças da ferrugem afetaram muitas de nossas plantações mais importantes, incluindo trigo, milho, arroz, café e maçãs. Os efeitos da ferrugem podem variar desde a redução da produção alimentar até perda completa da plantação, custando milhões de dólares de prejuízo. As infecções generalizadas pela ferrugem, como a ferrugem do trigo, causaram a fome de milhões de pessoas ao longo dos últimos dois séculos.

Os animais também podem ser infectados por fungos. Uma doença fúngica animal de alto perfil é causada por uma espécie de fungo quitrídio que afeta anfíbios (*Batrachochytrium dendrobatidis*). Durante a década de 1990, cientistas trabalhando na América Central começaram a notar mortes maciças de anfíbios e, em seguida, determinaram que os animais mortos estavam infectados pelo fungo. O fungo, que vive nas camadas externas da pele dos anfíbios, causa um desequilíbrio iônico no corpo, que finalmente causa a parada do coração do animal.

Durante duas décadas de levantamentos de anfíbios da Costa Rica até o Panamá, os pesquisadores descobriram que o fungo estava se deslocando do noroeste para o sudeste, como mostrado na Figura 15.9A. Entre 2000 e julho de 2004, em um sítio em El Copé, Panamá, uma equipe de pesquisadores coletou amostras de mais de 1.500 anfíbios antes da chegada do fungo; nenhum indivíduo apresentou teste positivo. Contudo, em outubro de 2004, 21 de 27 espécies amostradas estavam infectadas em pelo menos 10% de suas populações e, em dezembro de 2004, 40 espécies apresentaram teste positivo para o fungo.

A

B

Figura 15.8 Declínio das árvores na América do Norte. A introdução de um fungo que causa a doença do olmo-holandês matou muitos olmos-americanos, que eram comuns ao longo das ruas norte-americanas. **A.** Uma rua em Detroit, Michigan, em 1974, antes da doença do olmo-holandês. **B.** A mesma rua, em 1981, após a doença do olmo-holandês ter matado todos os olmos. (Fotografias de Jack H. Barger, U.S. Forest Service.)

Os pesquisadores também estimaram os tamanhos das populações de anfíbios em El Copé com levantamentos através de transectos dos anfíbios que estavam ativos durante o dia ou durante a noite. Após a chegada do fungo em 2004, o número de anfíbios vivos declinou bruscamente (Figura 15.9B). Os anfíbios mortos incluíam 38 espécies diferentes de rãs. Além disso, 99% dos 318 indivíduos mortos coletados apresentavam infecções por quitrídios de moderadas a graves. Em 2010, pesquisadores relataram que, das 63 espécies de anfíbios que se encontravam presentes no sítio antes da chegada do fungo, 30 espécies haviam desaparecido. Sabe-se relativamente pouco a respeito desse fungo, embora as mortes maciças sugiram que os anfíbios têm poucas defesas contra ele, o que indica que o fungo pode ter sido introduzido na América Central. Atualmente, suspeita-se que o fungo tenha causado a extinção de dúzias de espécies de anfíbios por todo o mundo.

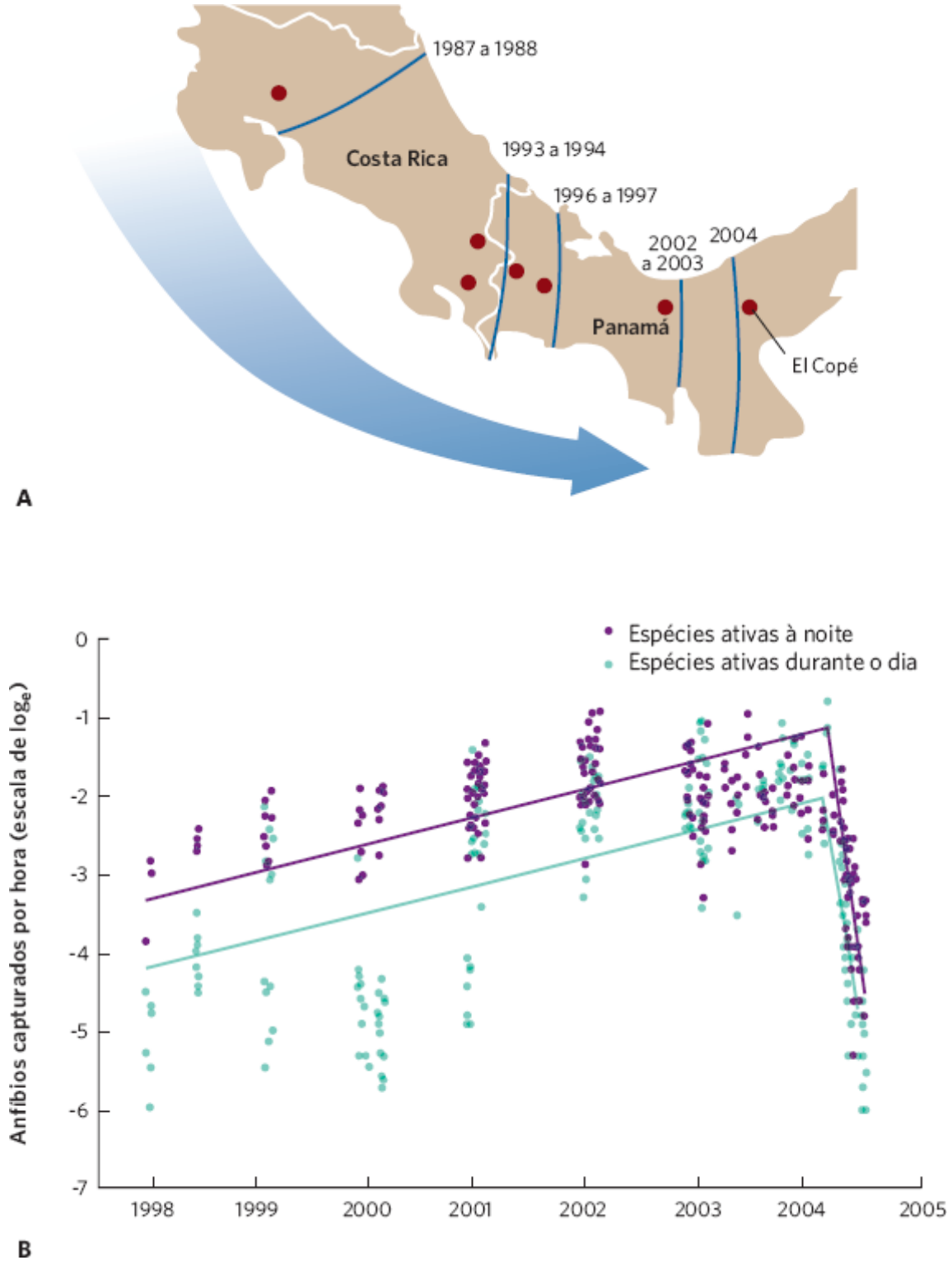


Figura 15.9 Fungo quitrídio mortal na América Central. **A.** Levantamentos de anfíbios na América Central demonstraram que o fungo estava se propagando de noroeste para o sudeste. **B.** Levantamentos de anfíbios no sítio em El Copé detectaram declínio brusco dos anfíbios, tanto nas espécies diurnas quanto nas noturnas. (Dados de Lips K *et al.* Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 2006; 103: 3165-3170.)

Helmintos

Os helmintos incluem diversos grupos de nematódeos e platelmintos, que podem causar doenças sérias. Já discutimos o impacto dos nematódeos como ectoparasitas sobre as raízes das plantas. Os nematódeos também podem viver como endoparasitas dentro dos tecidos das plantas, nos quais prejudicam o crescimento, a reprodução e a sobrevivência da planta. Em animais, os helmintos que causam doenças incluem os cestódios, que se alimentam do sangue dos intestinos; os vermes pulmonares, que vivem nos pulmões; e vermes equinostomos, que vivem nos rins. Em criações de animais, a infecção por fascíola hepática tem sido um problema há séculos. Os animais de criação consomem inadvertidamente esses parasitas quando bebem água que contém caracóis infectados pela fascíola, ou quando ingerem grama que contém um estágio do parasita que é excretado pelos caracóis. A fascíola hepática é um problema em particular em ovinos, nos quais causam lesão hepática, hemorragia e morte súbita. Se não tratada, a fascíola hepática pode matar até 10% de uma população de ovinos; felizmente, fármacos podem curar os animais infectados.

Surgimento de doenças infecciosas

Muitas doenças infecciosas têm infectado os hospedeiros há milhares de anos, enquanto outras surgiram apenas recentemente. Quando uma nova doença é descoberta, ou uma doença anteriormente comum que havia se tornado rara subitamente aumenta em ocorrência, ela é denominada **doença infecciosa emergente**. Novas doenças geralmente surgem quando uma mutação possibilita que um patógeno seja transmitido para uma nova espécie de hospedeiro. Já mencionamos diversas doenças infecciosas emergentes, incluindo o fungo quitrídeo, que dizimou anfíbios por todo o mundo; a gripe aviária H5N1, que foi transmitida das aves para os humanos; e a doença da vaca louca, que infectou bovinos, ovinos e humanos. Desde a década de 1970, o mundo tem apresentado média de uma nova doença infecciosa emergente a cada ano.

Doença infecciosa emergente Uma doença recentemente descoberta ou que era rara e, em seguida, subitamente, aumenta em ocorrência.

Em 2006, pesquisadores identificaram uma doença emergente que infecta morcegos em uma caverna perto de Albany, em Nova York. Esses morcegos continham um fungo de coloração branca (*Geomyces destructans*) que crescia em seus narizes, e eles estavam morrendo em grandes quantidades (Figura 15.10). Os pesquisadores denominaram a doença como síndrome do nariz branco. Eles formularam a hipótese de que o fungo faz com que morcegos que hibernam em cavernas saiam do seu torpor normal e utilizem todas as suas reservas de gordura, até que se tornem emaciados e morram. Em 2012, o Serviço de Vida Selvagem e Pesca dos EUA relatou que o fungo havia se propagado para 16 estados e quatro províncias canadenses, e matado mais de 5 milhões de morcegos. Em cavernas que contêm morcegos infectados, a taxa de mortalidade pode alcançar 100%. Isso é relevante, visto que os morcegos prestam muitos serviços importantes, incluindo o consumo de um grande número de insetos. Portanto, é plausível que a morte de tantos morcegos apresente efeitos substanciais sobre muitas comunidades e ecossistemas.

Um detalhe interessante na história da síndrome do nariz branco é que morcegos na Europa também transportam o fungo, mas não sofrem morte generalizada. Isso levanta a possibilidade de que o fungo seja nativo da Europa e que tenha sido introduzido apenas recentemente na América do Norte. Alternativamente, é possível que o fungo sempre tenha ocorrido na América do Norte, mas recentemente tenha mutado, para se tornar muito mais letal. Para testar essas hipóteses alternativas, pesquisadores isolaram cepas do fungo de morcegos europeus e norte-americanos. Em seguida, expuseram o pequeno morcego-marrom (*Myotis lucifugus*), uma espécie da América do Norte, a esporos fúngicos da cepa europeia, a esporos fúngicos da cepa norte-americana ou a um tratamento de controle que não continha esporos fúngicos. Após as exposições, eles monitoraram a sobrevivência dos morcegos por 120 dias. Em 2012, os pesquisadores relataram seus resultados, que podem ser observados na Figura 15.11. No tratamento do grupo de controle, nenhum morcego morreu, mas os morcegos expostos a cada uma das cepas fúngicas apresentaram altas taxas de mortalidade, que sugerem que o fungo é um recém-chegado da Europa, e não uma mutação do nativo norte-americano. Além disso, os morcegos morreram mais lentamente quando expostos à cepa norte-americana do fungo do que à cepa europeia, o que pode sugerir que os morcegos norte-americanos já tenham começado a desenvolver algum nível de resistência à cepa de fungo local. Infelizmente, nos dias atuais, não existe tratamento para impedir a morte contínua dos morcegos em virtude da síndrome do nariz branco.

Figura 15.10 Fungo do nariz branco em morcegos. Essa espécie, conhecida como o pequeno morcego-marrom, está infectada pelo fungo *Geomyces destructans*. Um sintoma da infecção é que o nariz do morcego se torna branco. Quando uma colônia de morcegos se torna infectada, uma grande proporção dos morcegos morre. (Fotografia de AP Photo/New York Department of Environmental Conservation, Ryan von Linden, arquivo.)

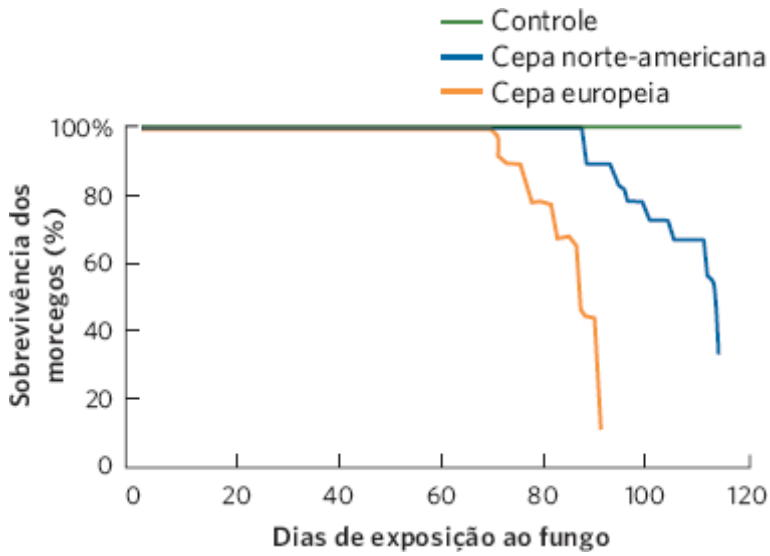


Figura 15.11 Teste das cepas norte-americanas versus europeias do fungo do nariz branco. Morcegos expostos ao tratamento de controle não morreram. Contrariamente, morcegos expostos à cepa norte-americana do fungo ou à cepa europeia do fungo morreram em grandes quantidades. No entanto, os morcegos morreram mais rapidamente quando expostos à cepa europeia do que à cepa americana. (Dados de Wernicke L *et al.* Inoculation of bats with European *Geomyces destructans* supports the novel pathogen hypothesis for the origin of white-nose syndrome. *PNAS* 2012; 109: 6999-7003.)

A dinâmica dos parasitas e dos hospedeiros é determinada pela capacidade dos parasitas de infectar os hospedeiros

Os parasitas e seus hospedeiros têm populações que flutuam ao longo do tempo, muito parecidas com a dinâmica das populações de predadores e presas que discutimos no Capítulo 14. Contudo, diferentemente dos predadores, os parasitas geralmente têm uma taxa reprodutiva mais alta que seus hospedeiros e, com frequência, não os matam. Se soubéssemos o que causa as flutuações nas populações de parasitas e hospedeiros, poderíamos prever quando o parasitismo será prevalecente em uma população de hospedeiros. Isso nos possibilitaria prever alterações populacionais nos hospedeiros e, em alguns casos, intervir e reduzir os efeitos prejudiciais de um parasita em uma espécie importante. A probabilidade de que um hospedeiro se torne infectado por um parasita depende de diversos fatores, que inclui o mecanismo de transmissão do parasita, seu modo de entrada no corpo de um hospedeiro, sua capacidade de passar de uma espécie para outra, a existência de espécies-reservatório, e a resposta do sistema imune do hospedeiro.

MECANISMOS DE TRANSMISSÃO PARASITÁRIA

O primeiro fator que determina o risco de infecção por um parasita é o mecanismo de transmissão. Como ilustrado na Figura 15.12, existem muitos mecanismos diferentes. Os parasitas podem se transferir entre os hospedeiros através de *transmissão horizontal* ou *transmissão vertical*. A **transmissão horizontal** ocorre quando um parasita se transfere entre indivíduos diferentes de seus genitores e filhotes. Por exemplo, a transmissão horizontal ocorre quando helmintos são

transmitidos de caracóis para rãs e das rãs para as aves. A transmissão horizontal também pode ocorrer entre coespecíficos, como a transmissão da gripe aviária de uma ave para outra. Alguns parasitas, como os príons que causam a doença da vaca louca, não podem ser transmitidos naturalmente de um indivíduo para outro. O risco de transmissão é essencialmente zero nesses casos. Como vimos com a doença da vaca louca, as vacas infectadas mortas serviram de alimento para outras vacas, o que elevou significativamente o risco de infecção. No outro extremo da transmissão, encontram-se os vírus da gripe, que passam facilmente entre os indivíduos. Você pode ter experimentado a rápida transmissão do vírus da gripe se você ou alguém em sua família já adoeceu com gripe; muito provavelmente, outros membros da sua família rapidamente foram infectados. Para a maioria dos hospedeiros, o risco de se tornar infectado por um parasita costuma aumentar com a densidade populacional do hospedeiro, porque densidades mais altas significam que os indivíduos provavelmente entrarão em contato com o parasita com mais frequência.

Alguns parasitas precisam que outro organismo, conhecido como um **vetor**, os disperse de um hospedeiro até outro. Por exemplo, o vírus do oeste do Nilo é transmitido de um hospedeiro para outro por um mosquito que adquire o vírus de uma ave infectada e o transmite para uma não infectada, ou outro animal que ele pique. Nesse caso, o mosquito atua como o vetor.

Transmissão horizontal Quando um parasita se transfere entre indivíduos que não genitores e seus filhotes.

Vetor Um organismo que um parasita utiliza para se dispersar de um hospedeiro para outro.

Figura 15.12 Mecanismos de transmissão parasitária. Os parasitas podem ser transmitidos vertical ou horizontalmente. Quando a transmissão é horizontal, o parasita pode ser transmitido por um vetor como um mosquito, transmitido diretamente entre dois coespecíficos, ou transmitido para outras espécies. Quando a transmissão é vertical, um hospedeiro precursor transmite o parasita para a sua progênie, do mesmo modo quando uma ave-mãe transmite piolhos para seus filhotes no ninho.

Outros parasitas, ainda, precisam passar por diversas espécies de hospedeiro para completar o seu ciclo de vida, como observamos na história do caracol âmbar. Algumas espécies de helmintos, por exemplo, passam o primeiro estágio de sua vida em um caracol, o segundo estágio em um anfíbio, e o estágio final em uma ave. Essa necessidade de diversos hospedeiros impõe um desafio substancial para o parasita, que deve encontrar todos os seus hospedeiros necessários durante o seu período de vida.

A **transmissão vertical** ocorre quando um parasita é transmitido de um genitor para seu filhote. Nesse caso, o parasita deve se desenvolver de tal modo que não cause a morte do seu hospedeiro, pelo menos até que o hospedeiro tenha se reproduzido e transmitido o parasita para seus filhotes. Muitas doenças sexualmente transmissíveis podem ser transmitidas por meio da transmissão vertical. Por exemplo, a clamídia é uma doença causada por diversas espécies diferentes de bactérias dentro de dois gêneros, *Chlamydia* e *Chlamydophila*, que infectam mamíferos, aves e répteis. Em humanos, a clamídia causa inflamação da uretra e da cérvice, mas geralmente não é letal. Embora a bactéria costume ser transmitida

horizontalmente entre os indivíduos, ela também pode ser transmitida verticalmente da mãe infectada para o seu feto. Quando isso ocorre em humanos, o bebê recém-nascido pode sofrer de infecções oculares e pneumonia.

Os pesquisadores continuam a aprender a respeito da ampla diversidade de vias que os parasitas podem adotar para infectar um hospedeiro. A existência da transmissão vertical e de diversos métodos de transmissão horizontal pode tornar muito desafiador prever e controlar a propagação de doenças infecciosas em humanos, plantações, animais domésticos e organismos selvagens.

MODOS DE ENTRADA NO HOSPEDEIRO

O modo de entrada no corpo do hospedeiro também afeta a capacidade do parasita de infectar o hospedeiro. Como discutimos, algumas espécies de parasitas, como as sanguessugas, são capazes de perfurar os tecidos do hospedeiro. Outros parasitas (como alguns vírus, bactérias e protistas) dependem de outro organismo para penetrar nos tecidos do hospedeiro e utilizar o tecido lesionado como um ponto de entrada. O protista que causa a malária aviária, por exemplo, depende dos mosquitos para injetar o protista dentro do corpo de uma ave, após o protista concluir um estágio de vida crítico dentro do corpo do mosquito. Sem o mosquito, o ciclo de vida da malária não poderia ser concluído.

TRANSFERÊNCIA ENTRE AS ESPÉCIES

Se um parasita se especializa em apenas uma espécie de hospedeiro, e somente é capaz de causar uma doença letal naquela espécie, então ele poderia finalmente esgotar os hospedeiros e enfrentar a extinção. Uma solução por vezes favorecida pela seleção natural é o fato de o parasita ser não letal para o hospedeiro; isso possibilita que uma população de hospedeiros persista. Conversaremos mais a respeito dessa estratégia posteriormente neste capítulo.

Alternativamente, o parasita pode desenvolver a capacidade de infectar outras espécies. Vimos um exemplo disso com a gripe aviária, que infectou diversas espécies de aves antes que ocorresse uma mutação que possibilitou que o vírus infectasse humanos. Um cenário similar ocorreu com o HIV. Por muitos anos, formulou-se a hipótese de que o HIV humano tenha tido sua origem nos chimpanzés e, em 2006, pesquisadores identificaram uma população de chimpanzés na nação de Camarões, no oeste da África, que carreava uma cepa do vírus geneticamente similar. Os pesquisadores suspeitam que o vírus passou dos chimpanzés para os humanos quando os caçadores locais consumiram os chimpanzés como alimento. Outros exemplos de parasitas se transferindo entre espécies incluem o fungo quitrídeo (que pode se transferir entre espécies de anfíbios) e o parvovírus canino (que pode se transferir de gatos para cães).

ESPÉCIES-RESERVATÓRIO

Um modo pelo qual as populações parasitárias persistem na natureza é usando espécies-*reservatório*. As **espécies-reservatório** transmitem um parasita, mas não sucumbem à doença que ele causa em outras espécies. Como essas espécies não morrem em virtude da infecção, atuam como uma fonte contínua de parasitas à medida que outras espécies de hospedeiros suscetíveis se tornam raras. Por exemplo, algumas espécies de aves podem estar infectadas pelo protista que causa a malária aviária, mas são resistentes ao desenvolvimento da doença. Contudo, mosquitos que se alimentam nessas espécies resistentes de aves podem adquirir o protista e transferi-lo para outras espécies suscetíveis, que se tornam infectadas e morrem. Desse modo, as espécies-reservatório asseguram a persistência da população parasitária ao longo do tempo.

SISTEMA IMUNE DO HOSPEDEIRO

O sistema imune de um hospedeiro pode desempenhar um papel no combate contra uma infecção por endoparasitas. Em consequência, alguns parasitas desenvolveram a capacidade de escapar do sistema imune ao tornarem-se indetectáveis. Por exemplo, quando o HIV entra em uma célula humana, ele pode se esconder do sistema imune corporal ao viver no citoplasma ou ao se incorporar aos cromossomos da célula. Como o sistema imune do corpo procura por infecções no exterior das células, não consegue detectar o vírus. Outros parasitas desenvolveram estratégias adicionais para escapar do sistema imune. Por exemplo, os vermes parasitários conhecidos como esquistossomos produzem uma camada exterior protetora ao redor de seus corpos, o que impede a sua detecção pelo sistema imune do hospedeiro. Outros, ainda, como os protistas que causam a doença do sono africana, são capazes de alterar continuamente os compostos presentes na sua superfície exterior, de modo que se tornam um alvo móvel que permanece um passo à frente do sistema imune, à medida que ele tenta responder à infecção.

Transmissão vertical Quando um parasita é transmitido de um genitor para seus filhotes.

Espécies-reservatório Espécies que conseguem transmitir um parasita, mas não sucumbem à doença que o parasita causa em outras espécies.

As populações de parasitas e hospedeiros comumente flutuam em ciclos regulares

Em nossa discussão sobre predadores e presas no Capítulo 14, vimos que as flutuações populacionais são comuns e, por vezes, ocorrem em ciclos regulares. Como os parasitas e os hospedeiros representam consumidores e recursos, eles apresentam uma dinâmica populacional similar. Nesta seção, examinaremos como os parasitas e os hospedeiros flutuam ao longo do tempo. Também observaremos um modelo matemático que nos ajuda a descrever e compreender o comportamento de patógenos infecciosos e hospedeiros.

FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS NA NATUREZA

Como discutimos no capítulo anterior, a densidade dos hospedeiros pode afetar o quão facilmente os parasitas são transmitidos de um hospedeiro até outro. Um excelente exemplo disso pode ser observado na dinâmica entre a "lagarta-de-tenda" (*Malacosoma disstria*) – um importante herbívoro de árvores folhosas nos EUA e no Canadá – e um grupo de vírus que pode infectar e matar a lagarta. A lagarta-de-tenda consegue desfolhar as árvores ao longo de milhares de quilômetros quadrados. Em anos de alta densidade das lagartas, elas removem a maioria das folhas de uma árvore, e o crescimento da árvore é reduzido em até 90%. Em 2012, pesquisadores no Canadá relataram que as populações de lagartas tinham ciclos com duração de 10 a 15 anos, e que essas flutuações estavam razoavelmente sincronizadas em grandes áreas geográficas. Em três locais diferentes na província de Ontário, as flutuações nas populações de lagartas apresentam o mesmo padrão de crescimento e declínio ao longo do tempo, como mostrado na Figura 15.13. Embora a lagarta seja suscetível a predadores e parasitoides, os vírus têm capacidade maior de reduzir sua abundância. Quando a população de lagartas-de-tenda é alta, o vírus entra em contato com novos hospedeiros com mais frequência, e cada lagarta apresenta maior probabilidade de adquirir o vírus. Sob essas condições, grandes quantidades de lagartas morrem. À medida que a densidade populacional dos hospedeiros diminui, torna-se mais difícil para os vírus encontrar um novo hospedeiro, e a prevalência da doença declina. Como menos lagartas se tornam infectadas e morrem, a população de lagartas começa a aumentar novamente.

As flutuações nas populações de parasitas e hospedeiros também podem ser causadas por alterações na proporção do hospedeiro que conquistou a imunidade. Quando uma espécie de hospedeiro tem capacidade de se tornar imune a um parasita após uma infecção inicial, a infecção continuada na população causa um aumento na proporção da população com imunidade. Quando uma alta proporção da população deixa de ser suscetível ao parasita, a sua propagação é mais lenta. O sarampo, por exemplo, é uma doença viral altamente contagiosa que estimula a imunidade vitalícia em humanos. Em populações não vacinadas, o sarampo geralmente produz epidemias em intervalos de 2 anos. Após a maioria da população ser infectada e desenvolver imunidade, o número de novos casos de sarampo declina bruscamente. Contudo, à medida que os humanos continuam a se reproduzir, existem novas crianças nascidas sem imunidade suficientes para iniciar outro surto de sarampo depois de 2 anos. O número de casos de sarampo em Londres, na Inglaterra, desde 1944 até 1968 – antes que as vacinações fossem disponibilizadas – mostra um padrão distinto de ciclos de 2 anos, como é possível ver na Figura 15.14. Assim que as vacinações se tornaram disponíveis e uma proporção mais alta de indivíduos suscetíveis foi imunizada, o número de novos casos diminuiu bruscamente e as flutuações declinaram e finalmente desapareceram.

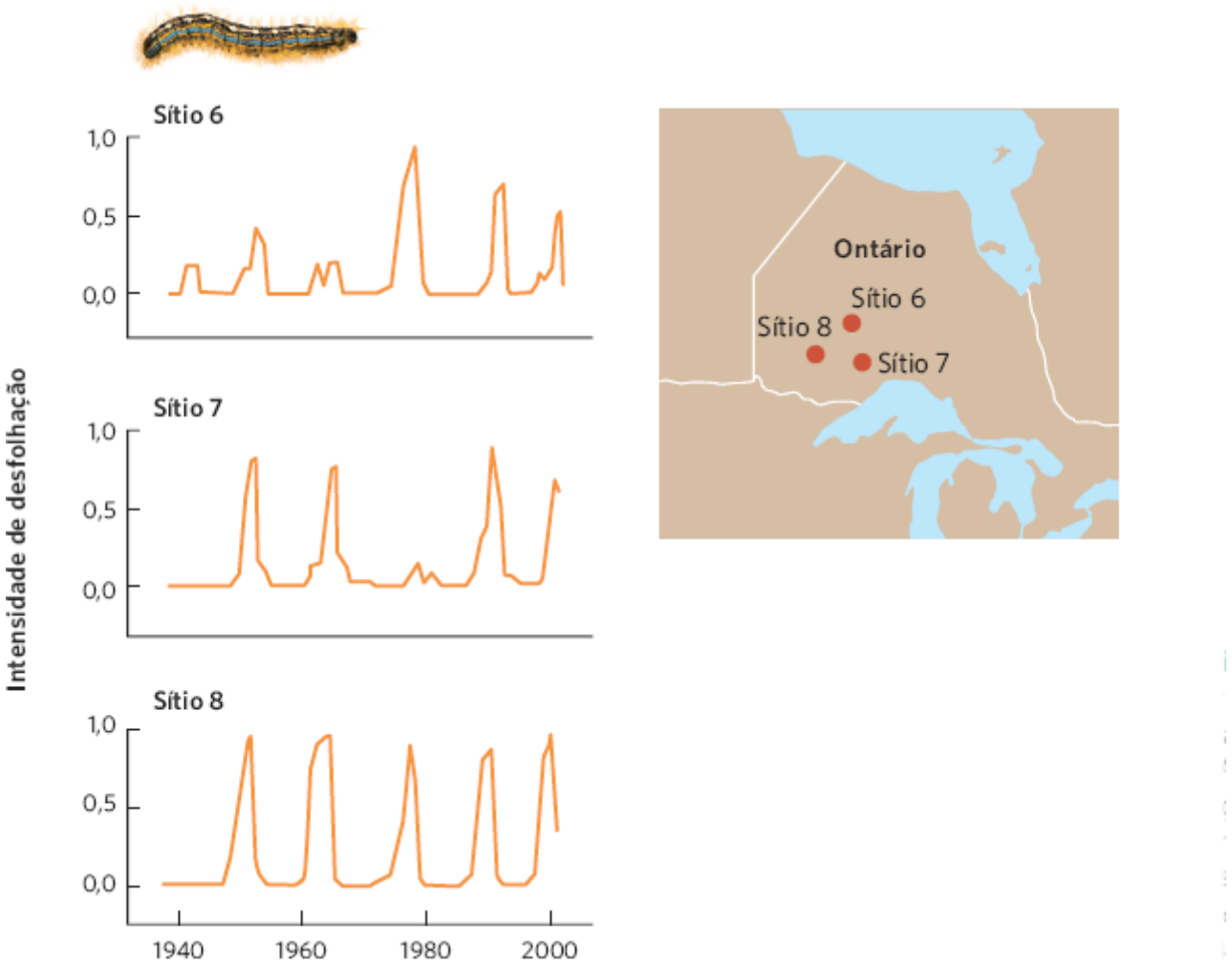


Figura 15.13 Flutuações populacionais cíclicas da lagarta-de-tenda. Em três sítios na província de Ontário, pesquisadores quantificaram os tamanhos populacionais de lagartas-de-tenda medindo a intensidade da remoção de folhas nas árvores. Ao longo de um período de 60 anos, as lagartas exibiram grandes flutuações populacionais a cada 10 a 15 anos. As populações em rápido crescimento finalmente sucumbem a um surto de infecção por um vírus, e as populações morrem rapidamente em resposta. (Dados de Cooke BJ *et al.* The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks across east-central Canada. *Ecography* 2012;35: 422-435.)

Figura 15.14 Ocorrência cíclica de sarampo em uma população humana. Antes que as vacinações se tornassem disponíveis em 1968, a população humana em Londres, na Inglaterra, apresentava ciclos de sarampo a cada 2 anos. Após a disponibilização da vacinação e o aumento do número de pessoas que eram vacinadas, o número de casos de sarampo declinou, e as flutuações deixaram de ocorrer. (Dados de Rohani P *et al.* Opposite patterns of synchrony in sympatric disease metapopulations. *Science* 1999; 286: 968-971.)

MODELAGEM DAS POPULAÇÕES DE PARASITASE HOSPEDEIROS

Com relação aos parasitas patogênicos, podemos compreender a dinâmica dos parasitas e dos hospedeiros usando modelos que são similares ao modelo predador-presa de Lotka-Volterra. No entanto, o modelo parasita-hospedeiro difere do modelo predador-presa de duas maneiras importantes. Os parasitas, ao contrário dos predadores, nem sempre removem os hospedeiros de uma população, e os hospedeiros podem desenvolver respostas imunes que tornam alguns indivíduos resistentes ao patógeno.

O modelo mais simples de transmissão de doença infecciosa que incorpora a imunidade é o **modelo suscetível-infectado-resistente (S-I-R)**. Nesse modelo, todos os indivíduos começam como suscetíveis a um patógeno (S). Daqueles, alguns se tornam infectados (I). Dos indivíduos infectados, alguns desenvolvem resistência por meio da imunidade (R). Podemos usar esse modelo para examinar as condições que favorecem uma epidemia *versus* as condições que causam o

declínio da doença. As proporções de indivíduos *S, I,* e *R* em uma população são determinadas pelas taxas de transmissão da doença e de aquisição de imunidade, bem como pelo nascimento de novos indivíduos suscetíveis.

Em uma população de hospedeiros, o primeiro indivíduo a ser infectado por um patógeno é conhecido como o *caso primário* da doença. Quaisquer indivíduos infectados a partir do primeiro indivíduo são chamados *casos secundários*. A taxa na qual o patógeno se propaga pela população depende de dois fatores opostos. Um fator é a taxa de transmissão entre os indivíduos (b), que inclui a taxa de contato dos indivíduos suscetíveis com um indivíduo infeccioso e a probabilidade de infecção quando ocorre o contato. O outro fator é a taxa de recuperação (g), que determina o período de tempo entre o indivíduo ser infectado e poder transmitir a infecção, até quando o sistema imune do indivíduo elimina a infecção e ele se torna resistente a qualquer infecção futura.

A taxa de infecção e a de recuperação podem ser utilizadas para determinar se uma doença infecciosa se propagará por uma população. Uma doença se propagará sempre que o número de novos infectados for maior que o número de indivíduos recuperados. Para determinar o número de novos infectados, é necessário conhecer a probabilidade de que um indivíduo infectado e um suscetível entrem em contato um com o outro. Se presumirmos que os indivíduos na população se movem aleatoriamente, a probabilidade de contato é o produto das suas proporções na população:

Probabilidade de contato entre indivíduos suscetíveise infectados = $S \times I$

Após o contato dos indivíduos infectados e suscetíveis, também devemos considerar a taxa de infecção entre eles (b):

Taxa de infecção entre indivíduos suscetíveis e infectados = $S \times I \times b$

Em seguida, é necessário determinar quantos indivíduos estão se recuperando da infecção. Fazemos isso ao conhecer a proporção de indivíduos infectados (I) e a taxa de recuperação de uma infecção (g):

Taxa de recuperação de indivíduos infectados = $I \times g$

Agora podemos determinar se uma infecção irá se propagar por uma população. Para tanto, calcula-se a razão reprodutiva da infecção (R_0), que é o número de casos secundários produzidos por um caso primário durante o seu período de infecciosidade.

Modelo suscetível-infectado-resistente (S-I-R) O modelo mais simples de transmissão de doença infecciosa que incorpora a imunidade.

A razão reprodutiva é a razão entre novas infecções e recuperações:

$$R_0 = (S \times I \times b) \div (I \times g)$$
$$R_0 = S \times (b \div g)$$

Se $R_0 > 1$, a infecção continuará a se propagar pela população e ocorrerá uma epidemia. Isso ocorre porque cada indivíduo infectado infecta mais que um indivíduo antes que ele se recupere da doença e se torne resistente. Quando $R_0 < 1$, a infecção falha em controlar a população de hospedeiros. Isso ocorre porque cada indivíduo infectado falha em infectar pelo menos mais um indivíduo, em média, antes que ele se recupere e se torne resistente.

A Figura 15.15 ilustra a dinâmica de uma doença típica. Imagine que começamos com uma população composta totalmente por indivíduos não infectados. Quando uma doença infecciosa ocorre, inicialmente existe um rápido aumento no número de indivíduos infectados; no entanto, ao longo do tempo, os infectados se recuperam e se tornam resistentes (R). Nesse ponto, o número de indivíduos suscetíveis (S) diminui, de modo que o valor de R_0 diminui. Quando R_0 cai até < 1, a epidemia deixa de se sustentar. Em consequência, o número de indivíduos infectados alcança um pico na abundância e, em seguida, declina.

Com essa compreensão sobre como R_0 afeta a propagação das doenças, agora podemos observar os valores de R_0 em relação a diferentes doenças que são causadas por parasitas. O HIV é transmitido por mecanismos bastante limitados, incluindo contato sexual direto, transfusão de sangue ou transmissão perinatal da mãe para o filho. O HIV apresenta uma variação de valores de R_0 relativamente baixa, de 2 a 5. Os valores típicos para R_0 nas doenças da infância de humanos (sarampo, catapora e caxumba, dentre outras) variam de 5 a 18 na ocasião em que uma população é infectada inicialmente. No extremo, a malária, que é transmitida por mosquitos, apresenta um valor de R_0 superior a 100 em populações humanas aglomeradas. Esse valor alto ocorre porque os mosquitos são excelentes vetores para transmitir o parasita, e pessoas infectadas permanecem doentes por longos períodos de tempo.

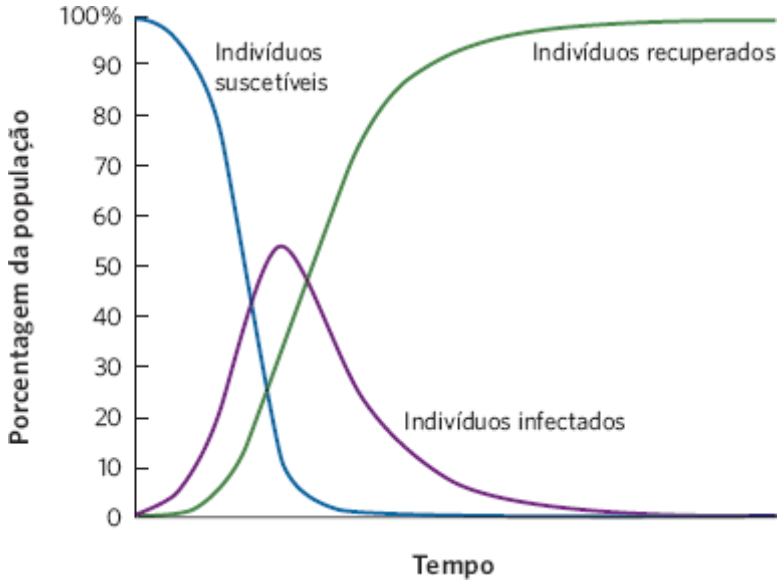


Figura 15.15 Dinâmica de uma infecção ao longo do tempo. No modelo S-I-R básico, todos os indivíduos em uma população são, inicialmente, suscetíveis. Quando a infecção é introduzida no início do período, ocorre um rápido crescimento inicial no número de indivíduos infectados. À medida que alguns indivíduos infectados se recuperam e se tornam resistentes, existem menos indivíduos suscetíveis remanescentes para serem infectados, de modo que o número de indivíduos infectados declina.

Premissas do modelo S-I-R

O modelo S-I-R básico tem diversas premissas importantes. Por exemplo, ele assume que não existem nascimentos de novos indivíduos suscetíveis e que os indivíduos mantêm qualquer resistência que desenvolvam. Em um referido modelo, o resultado é uma epidemia que realiza a sua evolução até que todos os indivíduos na população tenham se tornado resistentes ou existam muito poucos indivíduos suscetíveis remanescentes para manter a propagação da doença. Alguns patógenos, como os vírus influenza, correspondem a essas premissas. O modelo básico também explica por que as vacinas retardam ou interrompem a propagação de doenças como a *influenza*; ao vacinar os indivíduos, reduzimos o tamanho da população suscetível (S), que reduz o valor de R_0. Isso dificulta que uma epidemia se sustente.

Outros fatores podem ser adicionados ao modelo, incluindo o nascimento de crianças suscetíveis, as defasagens de tempo desde quando um indivíduo é infectado até que se torne infeccioso para outros, a mortalidade do hospedeiro, a dinâmica populacional do hospedeiro, e a transmissão da doença dos pais para os filhos. Esses fatores adicionais podem apresentar efeitos substanciais sobre as previsões do modelo. Por exemplo, o nascimento de novos indivíduos suscetíveis pode causar flutuações cíclicas no modelo, como observamos no caso dos dados de Londres sobre o sarampo (Figura 15.14).

Se um patógeno puder matar o hospedeiro, ele deve aumentar em abundância até que os hospedeiros comecem a morrer. À medida que a população de hospedeiros declina, a população de patógenos declina subsequentemente; e conforme a população de patógenos declina, a população de hospedeiros deve se recuperar subsequentemente. Isso é análogo aos ciclos predador-presa que discutimos no Capítulo 14. Contudo, alguns patógenos não seguem essa dinâmica porque não atacam uma única espécie de hospedeiro. Por exemplo, o fungo quitrídeo (discutido anteriormente neste capítulo) infecta dúzias de espécies de anfíbios. Uma espécie de hospedeiro pode declinar até a extinção e, ainda assim, o fungo não declina em abundância, porque pode infectar outras espécies de anfíbios. Algumas dessas espécies recentemente infectadas adoecerão e morrerão, enquanto outras nunca desenvolvem a doença e atuam como reservatórios para a doença. Quando um patógeno não é restrito a uma única espécie de hospedeiro, ele apresenta a capacidade de persistir e se propagar até mesmo após ter causado a extinção de um de seus hospedeiros.

Os parasitas desenvolveram estratégias de ataque, enquanto os hospedeiros desenvolveram estratégias defensivas

Os parasitas ganham aptidão quando encontram um hospedeiro adequado e se reproduzem. Os hospedeiros experimentarão maior aptidão caso evitem ser parasitados. Portanto, a seleção natural favoreceu a evolução dos ataques dos parasitas e das defesas dos hospedeiros. Nesta seção, examinaremos algumas dessas estratégias, bem como as relações evolutivas entre parasitas e hospedeiros.

ADAPTAÇÕES PARASITÁRIAS

Como vimos no início do capítulo, os parasitas desenvolveram ampla diversidade de estratégias para encontrar e infectar hospedeiros. Alguns dos exemplos mais fascinantes de adaptação parasitária envolvem estratégias que aumentam a probabilidade de transmissão parasitária. Por exemplo, o fungo patogênico *Entomorpha muscae* infecta tanto moscas-domésticas (*Musca domestica*) quanto moscas-de-estrume amarelas (*Scatophaga stercoraria*). Para melhorar a sua chance de transmissão de seus esporos, ele tem duas estratégias diferentes. Quando o fungo infecta e mata moscas-domésticas fêmeas, os corpos se tornam atraentes para os machos em busca de uma parceira. Embora não estejam definidas quais dicas atraentes o fungo produz, quando uma mosca-doméstica macho tenta acasalar com uma fêmea morta, os esporos do fungo são transferidos para o corpo do macho.

Quando o mesmo fungo infecta a mosca-de-estrume amarela, a mosca sobe na vegetação próxima, se move para o lado do vento e se pendura de ponta-cabeça no lado inferior de uma folha. A mosca, em seguida, movimenta suas asas em direção à folha e movimenta seu abdome – que está intumescido com esporos fúngicos – para longe da folha. Assim que assume essa posição, a mosca-de-estrume morre e os esporos fúngicos escapam de seu abdome. Os esporos em erupção, em seguida, podem potencialmente infectar moscas-de-estrume que passam por baixo deles, como ilustrado na Figura 15.16. Quando os pesquisadores compararam o comportamento das moscas-de-estrume infectadas ao das moscas não infectadas, observaram que as moscas não infectadas se penduravam nas plantas mais baixas e nunca na parte de baixo da planta. Esses dados podem ser observados na Figura 15.17.

Para os parasitas que necessitam de uma série de diferentes hospedeiros para concluir seus estágios de vida, é um desafio encontrar um modo para obter a transmissão de um hospedeiro até outro. Alguns parasitas – como os trematódeos que infectam primeiramente caracóis e, subsequentemente, os girinos – desenvolveram uma estratégia simples de deixar o corpo do primeiro hospedeiro e, em seguida, buscar o segundo hospedeiro. Outros parasitas desenvolveram modos para manipular o comportamento do primeiro hospedeiro, para assegurar que o segundo hospedeiro o consuma. Observamos um exemplo disso com o caracol âmbar discutido no início do capítulo. Existem muitos exemplos de parasitas que assumem o controle do comportamento do hospedeiro. Por exemplo, os camundongos podem consumir inadvertidamente um protista parasitário, o *Toxoplasma gondii*, quando se alimentam próximo de fezes de gatos. Após a infecção do camundongo, ele deixa de evitar uma área marcada pelo odor da urina do lince (*Lynx rufus*) e, em vez disso, é levemente atraído por ele. Em consequência, o camundongo apresenta maior probabilidade de ser ingerido pelo lince, o que é um resultado valioso para o protista, visto que ele somente consegue se reproduzir no intestino de um gato.

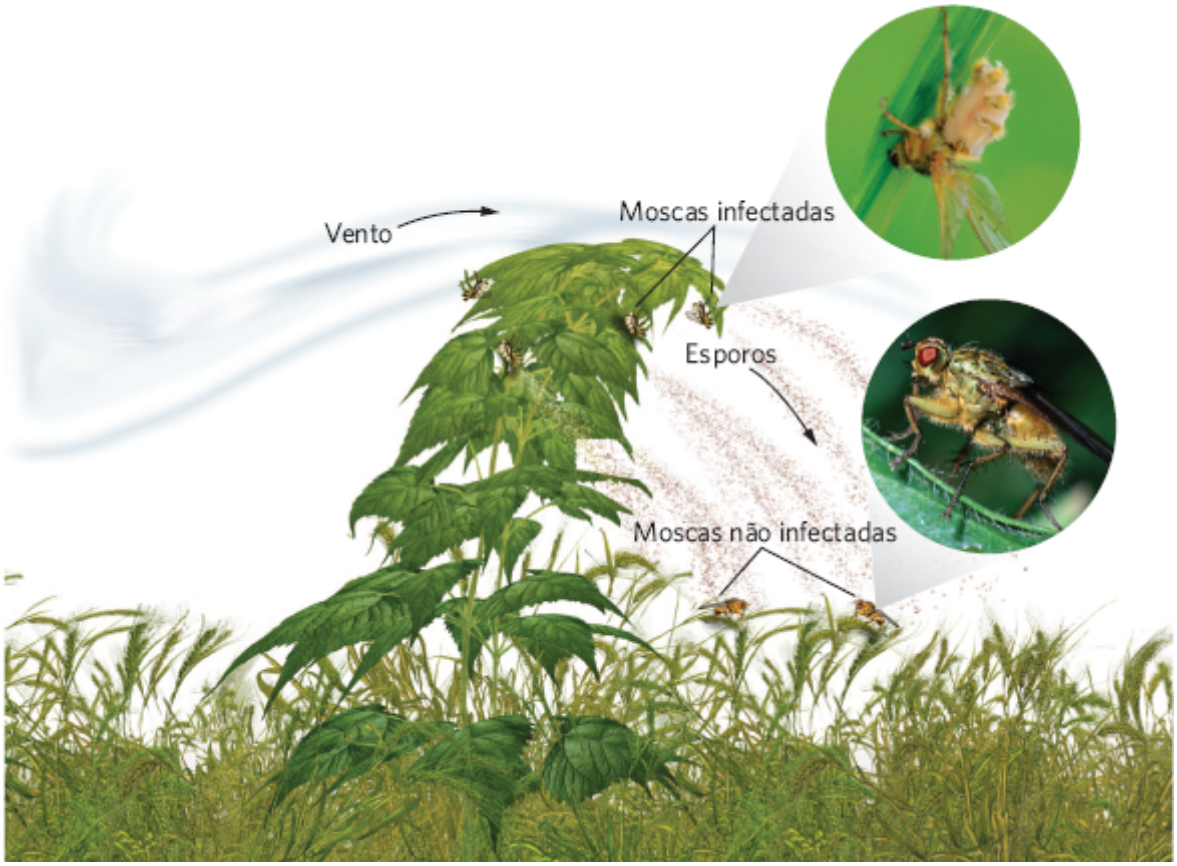


Figura 15.16 Transmissão de esporos fúngicos na mosca-de-estrume amarela. As moscas infectadas sobem em uma planta, se posicionam de cabeça para baixo no lado inferior de uma folha e morrem à medida que os esporos saem de seu abdome. Contrariamente, as moscas não infectadas se posicionam nas plantas mais baixas e posam em posição ereta sobre os lados superiores das folhas. (Com base em Maitland DP. A parasitic fungus infecting yellow dungflies manipulates host perching behavior. *Proceedings of*

the Royal Society of London 1994; Series B 258: 187-193. Fotografias de (acima) Biosphoto/Julien Boisard; e (abaixo) Michael Hutchinson/naturepl.com.)

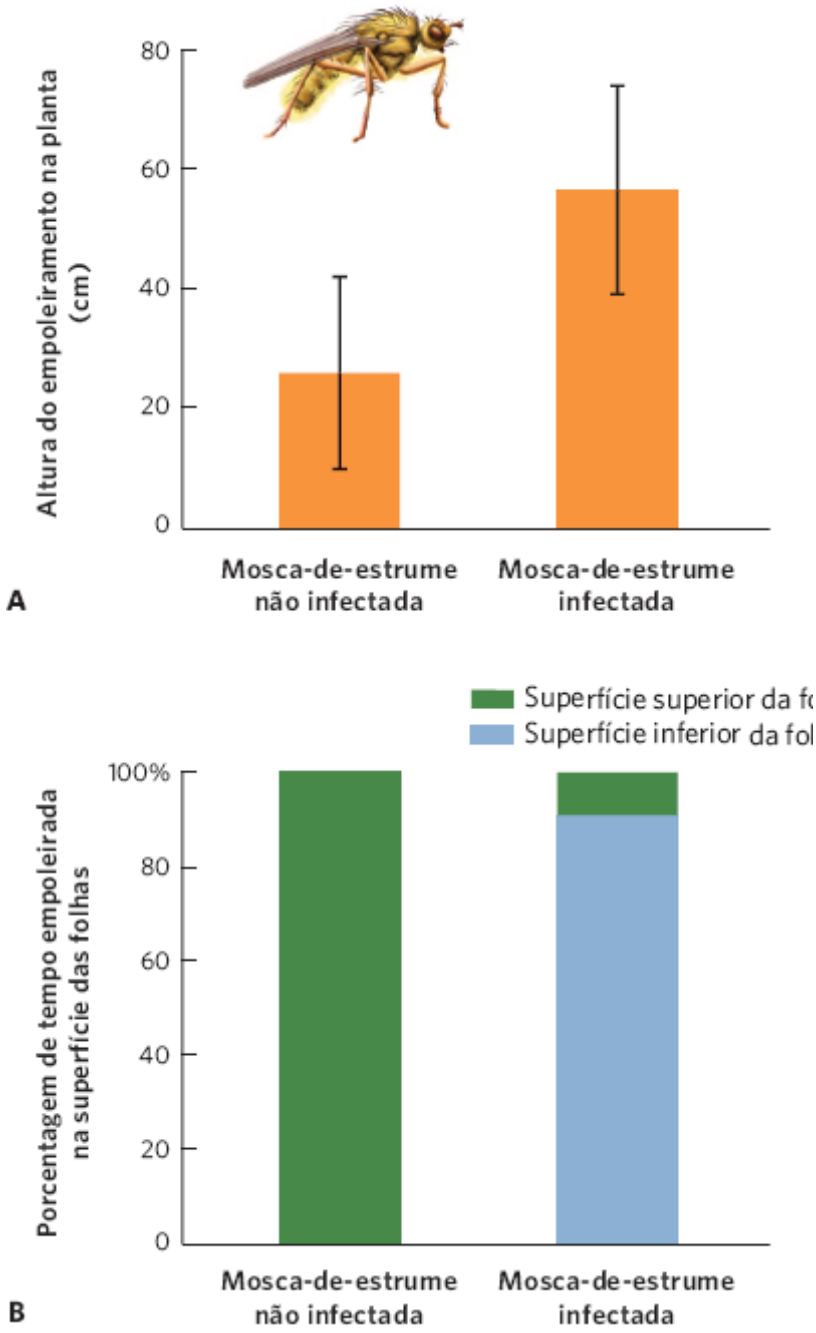


Figura 15.17 Controle fúngico do comportamento de empoleiramento na mosca-de-estrume amarela. A. Em comparação com as moscas-de-estrume não infectadas, as moscas-de-estrume infectadas se empoleiram mais alto nas plantas. As barras de erro representam um desvio padrão. **B.** As moscas-de-estrume não infectadas nunca se empoleiram no lado inferior de uma folha, enquanto as moscas infectadas o fazem 91% do tempo. (Dados de Maitland DP. A parasitic fungus infecting yellow dungflies manipulates host perching behavior. *Proceedings of the Royal Society of London* 1994; Series B 258: 187-193.)

Analogamente, pequenos crustáceos, conhecidos como isópodos (*Caecidotea intermedius*), geralmente se escondem em refúgios de peixes predadores. Contudo, se os isópodos estiverem infectados por um verme parasitário (*Acanthocephalus dirus*), eles passam menos tempo no refúgio e mais tempo em ambientes abertos, onde há maior probabilidade de serem notados pelos peixes, como é possível ver na Figura 15.18. Essa manipulação do comportamento do isópodo é benéfica para o parasita, porque os peixes atuam como seu segundo hospedeiro.

ADAPTAÇÕES DO HOSPEDEIRO

As espécies de hospedeiros desenvolveram diversas defesas para combater os parasitas invasores. Anteriormente neste capítulo, observamos que o sistema imune detecta os parasitas que tentam entrar no corpo e tenta matá-los. Outros elementos do sistema imune são mais gerais e não reconhecem determinadas espécies de patógenos como organismos estranhos. Algumas espécies de plantas e animais conseguem produzir substâncias químicas antibacterianas e antifúngicas que matam parasitas bacterianos e fúngicos. Por exemplo, pesquisadores relataram recentemente que muitas espécies de

anfíbios liberam naturalmente peptídios antimicrobianos sobre a sua pele, que inibem o crescimento do fungo quitrídio mortal.

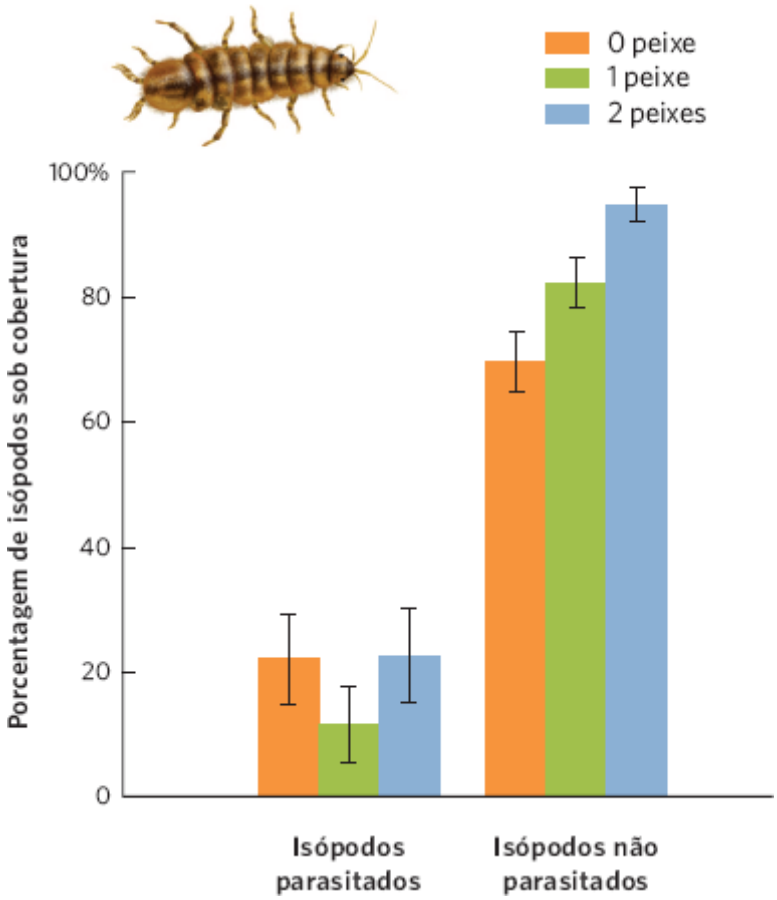


Figura 15.18 Alterações induzidas pelo parasita no comportamento de isópodos. Quando os isópodos não estão infectados por parasitas, geralmente permanecem sob cobertura, havendo peixes ou não. Quando estão infectados, os isópodos se movimentam para fora da cobertura, o que os torna suscetíveis a peixes predadores. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Hetchel LJ *et al.* Modification of antipredator behavior of *Caecidotea intermedius* by its parasite *Acanthocephalus dirus*. *Ecology* 1993;74: 710-713.)

Espécies de hospedeiros também desenvolveram defesas mecânicas e bioquímicas para combater os parasitas. Observamos isso com os chimpanzés que vivem na Tanzânia e que se tornam infectados com vermes intestinais. Em vez de ingerir sua dieta alimentar normal, os chimpanzés que estão doentes com os vermes intestinais colhem algumas poucas folhas de plantas do gênero *Aspilia* e as engolem inteiras (Figura 15.19). As folhas dessas plantas são cobertas por pequenos ganchos e, à medida que as folhas passam pelo sistema digestório do chimpanzé, os ganchos puxam os parasitas nematódeos (*Oesophagostomum stephanostomum*) para fora do trato digestório, de modo que podem ser expelidos do corpo do chimpanzé com as fezes. Os chimpanzés infectados também mascam galhos amargos da planta *Vernonia*, algo que os chimpanzés saudáveis não fazem. Os chimpanzés doentes se curam em 24 h, lembrando que os galhos contêm substâncias químicas que matam diversos parasitas diferentes. Essas plantas também são consumidas por pessoas na região quando elas apresentam sintomas de infecções parasitárias. Em resumo, tanto chimpanzés quanto humanos utilizam plantas para se medicarem contra infecções parasitárias.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Comparação de dois grupos com o teste *t*

Quando os pesquisadores das moscas-de-estrume examinaram a altura do empoleiramento das moscas infectadas e não infectadas, e concluíram que as infectadas se empoleiravam significativamente mais alto na vegetação. Como eles chegaram a essa conclusão? Eles compararam as alturas médias em relação às moscas infectadas e não infectadas e utilizaram um teste estatístico para determinar se as duas médias eram diferentes.

No Capítulo 14, discutimos como os cientistas geralmente consideram duas médias como sendo diferentes se pudermos amostrar as suas distribuições muitas vezes, e observarmos que as médias daquelas distribuições amostradas se sobrepõem menos de 5% do tempo. Comumente chamamos esse limite crítico como *alfa* – abreviado como a. Portanto, dizemos que nosso limite crítico é $\alpha = 0{,}05$. Para determinar se as médias dos dois grupos são significativamente diferentes, precisamos saber três fatos sobre cada grupo: a média, a variância e o tamanho da amostra.

Com esses três parâmetros, podemos calcular o **teste *t***, que é um teste que determina se as distribuições dos dados de dois grupos são significativamente diferentes. Uma premissa importante do teste *t* é que os valores de ambos os grupos estejam distribuídos conforme a normalidade.

Começamos calculando as *diferenças entre as médias* dos dois grupos:

$$\overline{X}_1 - \overline{X}_2$$

Em que $\overline{X}_1$ é a média do grupo 1 e $\overline{X}_2$ é a média do grupo 2.

Em seguida, calculamos o *erro padrão da diferença nas duas médias*:

$$\sqrt{\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}}$$

Em que s_1^2 é a variância da amostra do grupo 1, s_2^2 é a variância da amostra do grupo 2, n_1 é o tamanho da amostra do grupo 1, e n_2 é o tamanho da amostra do grupo 2 (você pode revisar o conceito de variâncias da amostra no Capítulo 2).

O próximo passo é dividir o primeiro valor calculado pelo segundo:

$$t = \frac{\overline{X}_1 - \overline{X}_2}{\sqrt{\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}}}$$

teste *t* Um teste estatístico que determina se as distribuições dos dados de dois grupos são significativamente diferentes.

Como é possível observar nesta equação, o valor de *t* aumenta à medida que a diferença entre as médias se torna maior, ou o erro padrão da diferença nas médias se torna menor.

Por exemplo, considere dois grupos de dados com os parâmetros a seguir:

GRUPO	MÉDIA	VARIÂNCIADA AMOSTRA	TAMANHODA AMOSTRA
1	20	10	5
2	10	10	5

Neste caso:

$$t = \frac{20 - 10}{\sqrt{\frac{10}{5} + \frac{10}{5}}} = \frac{10}{\sqrt{2 + 2}} = 5$$

O que deve ser calculado por último é conhecido como o grau de liberdade, que é definido como a soma dos dois tamanhos de amostra menos 2. Neste exemplo, os graus de liberdade são:

$5 + 5 - 2 = 8$

Com o valor de *t* calculado, podemos determinar se o nosso valor excede um nível crítico de *t* e, portanto, determinar se as médias são significativamente diferentes. É possível estabelecer o valor crítico de *t* de uma tabela estatística. Se observarmos a tabela de *t* na seção "Tabelas estatísticas" no fim deste livro, podemos encontrar a coluna que utiliza um valor alfa de 0,05 e, então, a linha que contém 8 graus de liberdade. O valor *t* crítico é o número encontrado no cruzamento dessa linha com a coluna. Nesse caso, o valor *t* crítico é 2,3. Como o nosso valor *t* calculado excede o valor *t* crítico, podemos concluir que as duas médias diferem significativamente.

EXERCÍCIO Com relação aos dados a seguir, calcule o valor *t*.

GRUPO	MÉDIA	VARIÂNCIADO TAMANHO	TAMANHODA AMOSTRA
1	10	4	8
2	5	4	8

Em seguida, calcule os graus de liberdade.

Com base no seu valor *t* calculado e no valor *t* crítico usando $\alpha = 0,05$, determine se os dois grupos são significativamente diferentes.

Figura 15.19 Chimpanzés que se automedicam. Quando os chimpanzés, tais como este, na Tanzânia, ficam doentes em virtude de parasitas intestinais, eles engolem folhas inteiras e mascam gravetos amargos de plantas fora de sua dieta normal. Essas folhas e gravetos reduzem o número de parasitas em seu corpo e ajudam na sua recuperação. (Fotografia de Anup Shah/naturepl.com.)

COEVOLUÇÃO

Quando consideramos as forças evolutivas que afetam as adaptações dos parasitas e dos hospedeiros, geralmente encontramos que, à medida que uma espécie na interação se adapta, a outra responde se adaptando também. Como discutimos no Capítulo 14, quando duas ou mais espécies continuam a evoluir em resposta à evolução uma da outra, isso é denominado coevolução. Quando todas as espécies envolvidas em uma interação coevoluem em conjunto, nenhuma espécie apresenta probabilidade de se impor. Por exemplo, quando um parasita desenvolve uma vantagem que o torna mais efetivo na infecção de hospedeiros, os hospedeiros em seguida estarão sob uma seleção mais forte para desenvolver defesas contra aquele parasita.

É possível observar um exemplo de coevolução entre parasitas e hospedeiros no caso dos coelhos na Austrália. No século 19, coelhos europeus foram introduzidos em muitas regiões do mundo onde eles não existiam originariamente. Na Austrália, por exemplo, os coelhos foram introduzidos pela primeira vez da Inglaterra em 1859. Em poucos anos, os fazendeiros locais estavam levantando cercas para mantê-los do lado de fora e organizando caçadas para ajudar a controlar o tamanho da população. Finalmente, centenas de milhões de coelhos se estenderam pela maior parte do continente, destruindo pastagens para os ovinos, e assim ameaçando a produção de lã (Figura 15.20). O governo australiano realizou tentativas com venenos, predadores e outras medidas de controle, todas sem sucesso.

Em 1950, o governo fez uma tentativa com uma nova abordagem. Um vírus, conhecido como *Myxoma*, havia sido descoberto em coelhos sul-americanos. O vírus (que era transmitido por mosquitos) causa uma doença conhecida como mixomatose. A doença apresentava efeitos menores sobre os coelhos sul-americanos, mas demonstrou ser altamente letal para os coelhos europeus; um coelho infectado morre dentro de 48 h. O governo australiano introduziu o vírus e, inicialmente, ele apresentou um efeito devastador sobre os coelhos. Dentre os coelhos infectados, 99,8% morreram, e a população de coelhos declinou para números muito baixos. Contudo, 0,2% dos coelhos infectados comprovaram ser resistentes e transmitiram seus genes resistentes. Antes da introdução do vírus *Myxoma*, alguns poucos coelhos apresentavam genes resistentes, mas eles nunca haviam sido favorecidos. Em um segundo surto da doença, apenas 90% dos coelhos infectados morreram. Na ocasião do terceiro surto, apenas 40 a 60% dos coelhos morreram, e a população de coelhos da Austrália começou a aumentar. O declínio na mortalidade dos coelhos ao longo do tempo pode ser observado na Figura 15.21.

Figura 15.20 População crescente de coelhos na Austrália. Após ter sido introduzida na Austrália em 1859, a população de coelhos explodiu e consumiu quase toda a vegetação que era necessária para que os fazendeiros criassem ovelhas. (Fotografia © John Carnemolla/Corbis.)

A queda no percentual de coelhos que morreram decorreu, parcialmente, do desenvolvimento de uma resistência crescente na população; no entanto, como a quantidade de coelhos que morreu inicialmente era muito grande, essa queda rápida também favoreceu as cepas de vírus que infectaram os coelhos sem matá-los. Os coelhos mortos representam um fim de linha para o vírus, especialmente se o coelho morre antes que tenha sido picado por um mosquito, que é o único modo de o vírus ser transmitido.

Com o tempo, a interação dos coelhos com o vírus *Myxoma* resultou em uma população de hospedeiros mais resistentes e em um patógeno menos letal. Isso possibilitou a recuperação da população de coelhos e a persistência do vírus. Essa dinâmica provavelmente é o que os pesquisadores observaram na América do Sul, onde a população de coelhos e o vírus *Myxoma* persistiram em conjunto por um longo tempo. Para alcançar o objetivo do governo australiano de controlar a população de coelhos na Austrália, cientistas continuam a introduzir novas cepas do vírus altamente letais para os coelhos, porque novas cepas não têm histórico de coevolução com os coelhos australianos; desse modo, mantêm a eficácia do vírus *Myxoma* como um agente de controle da praga.

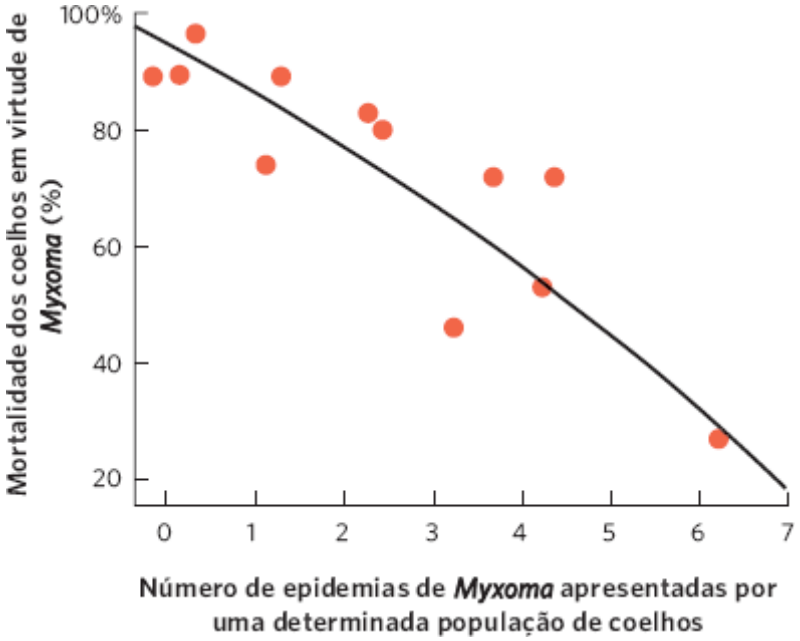


Figura 15.21 Coevolução dos coelhos australianos e do vírus Myxoma. Nas populações de coelhos que nunca haviam sido expostas ao vírus, quase todos os coelhos infectados morreram. Contudo, uma pequena porcentagem de coelhos resistentes sobreviveu e transmitiu seus genes resistentes para a próxima geração. Ao mesmo tempo, a seleção favoreceu cepas de vírus menos letais, que poderiam se reproduzir e ser transmitidas por mosquitos que se alimentam apenas em coelhos vivos. Como as populações de coelhos desenvolveram uma resistência maior e os vírus se desenvolveram para serem menos letais, as populações de coelhos que sofreram mais epidemias da doença apresentaram menos mortalidade. (Dados de Fenner F, Ratcliffe FN. *Myxomatosis*. Cambridge University Press, 1965.)

SOBRE CARRAPATOS E HOMENS... E A DOENÇA DE LYME

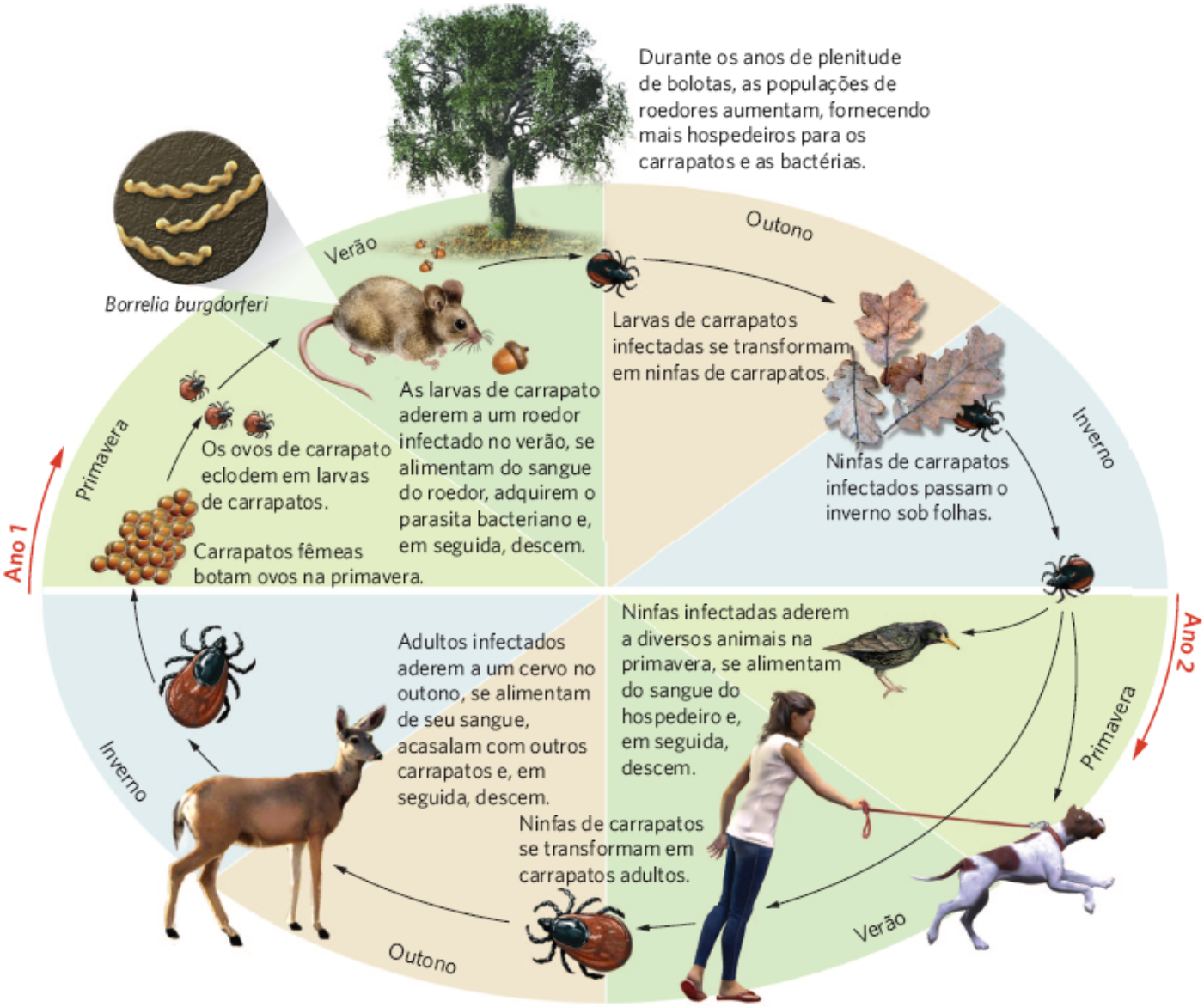
Carrapato-de-patas-negras. O carrapato, também conhecido como carrapato-do-cervo, é o vetor da bactéria que causa a doença de Lyme em humanos. (Fotografia de Scott Bauer/USDA-ARS.)

Na década de 1970, diversas crianças em uma comunidade de Connecticut apresentaram uma série de sintomas misteriosos. Muitas tinham uma erupção com formato de olho de boi sobre a sua pele, seguida por sintomas similares aos da gripe, que se desenvolveram em outros sintomas similares aos da artrite, e diversos distúrbios neurológicos. Os médicos descobriram que as crianças haviam sido infectadas por uma bactéria patogênica (*Borrelia burgdorferi*). Pelo fato de essa comunidade se encontrar na cidade de Lyme, em Connecticut, a doença passou a ser conhecida como a doença de Lyme.

O parasita que causa a doença de Lyme é transmitido por carrapatos que se alimentam de animais selvagens. Ocasionalmente, esses carrapatos se agarram às pessoas e transmitem o parasita. Na América do Norte, o vetor primário é o carrapato-de-patas-negras (*Ixodes scapularis*), também conhecido como carrapato-do-cervo. Os carrapatos e o parasita provavelmente existiam na América do Norte há milhares de anos, antes que a doença fosse identificada. De acordo com o Centro de Prevenção e Controle de Doenças dos EUA (CDC), atualmente, em torno de 20.000 a 30.000 casos da doença de Lyme ocorrem por ano nos EUA, a maioria no nordeste e no meio-oeste.

Ao longo de quatro décadas, os ecólogos e os pesquisadores médicos determinaram que, para compreender a doença de Lyme, é necessário um conhecimento a respeito da comunidade ecológica na qual o parasita vive. Primeiramente, eles precisaram determinar como os carrapatos adquirem o parasita. Eles descobriram que 99% dos carrapatos recém-eclodidos não carregam o parasita, de modo que a transmissão vertical não é provável. Em vez disso, eles descobriram que o carrapato adquire o parasita de hospedeiros infectados. Contudo, como o carrapato-de-patas-negras pode viver em uma ampla diversidade de hospedeiros, os pesquisadores precisaram determinar quais hospedeiros afetavam a abundância dos carrapatos infectados.

Ao examinar os padrões de abundância na natureza e conduzir experimentos de manipulação, os pesquisadores puderam determinar o ciclo de vida dos carrapatos-de-patas-negras. Os carrapatos são predominantemente criaturas da floresta. As larvas dos carrapatos eclodem dos ovos todos os verões; no entanto, como não conseguem subir em vegetações muito altas, são capazes de infectar somente pequenos animais que vivem próximo ao solo, como aves e roedores. Os roedores mais comumente infectados são as tâmias (*Tamias striatus*) e os camundongos-de-pés-brancos (*Peromyscus leucopis*). Essas duas espécies podem ser infectadas sem apresentar quaisquer sinais da doença, de modo que atuam como espécies-reservatório, que mantêm a população bacteriana. Após se alimentarem nos roedores durante alguns poucos dias, os carrapatos descem do seu hospedeiro e se transformam em ninfas.



Ciclo da doença de Lyme. Uma coleção diversa de espécies afeta a prevalência da bactéria que causa a doença de Lyme. O ciclo tem início quando os carrapatos aderem a roedores infectados e se infectam com a bactéria. Após descerem dos roedores, se transformam em ninfas e passam o inverno sob folhas. Na primavera, as ninfas aderem aos hospedeiros novamente e, em seguida, descem e se transformam em adultos. Como adultos, a maioria dos carrapatos adere a cervos, busca por parceiros e, em seguida, bota ovos. Durante os anos de alta produção de bolotas pelos carvalhos, há abundância de alimento para os roedores, que produzem grandes populações de roedores. Estas levam a grandes populações de carrapatos, que podem infectar uma diversidade de animais, incluindo cervos e humanos.

Como ninfas, os carrapatos passam o inverno sob as folhas no solo da floresta. Na primavera seguinte, sobem uma curta distância na vegetação e esperam que outro hospedeiro passe por eles. Eles se fixam mais comumente a aves, pequenos mamíferos e quaisquer humanos que possam estar caminhando pela floresta ou em um jardim. Após aderirem a um hospedeiro e se tornarem ingurgitados com sangue, os carrapatos descem novamente e se transformam em adultos no outono. Carrapatos adultos conseguem subir mais alto na vegetação, o que possibilita que saltem em mamíferos maiores, como o veado-de-cauda-branca. O corpo do cervo, além de oferecer uma refeição de sangue, também atua como um local para que carrapatos machos e fêmeas adultos se encontrem e acasalem. Dali, eles descem do cervo e botam seus ovos no solo da floresta todos os outonos. Toda essa movimentação dos carrapatos entre diversos hospedeiros resulta em muitas oportunidades para que a bactéria seja transmitida. De fato, pesquisadores observaram que a frequência de infecção com a bactéria é de 25 a 35% para ninfas e 50 a 70% para adultos.

A partir dessa pesquisa, tornou-se claro que cervos, camundongos e tâmias eram as chaves para o ciclo de vida do carrapato. Mas o que afeta as abundâncias dessas espécies? Os pesquisadores descobriram um ator importante a mais: os carvalhos. Os carvalhos produzem quantidades maciças de bolotas a cada poucos anos e estas são um item alimentar importante para cervos, tâmias e camundongos. Em anos com muitas bolotas, os cervos que transportam os carrapatos se reúnem sob os carvalhos, o que causa uma agregação de carrapatos em reprodução, que botam seus ovos sob as árvores. Tâmias e camundongos também são atraídos pelas bolotas, porque o alimento abundante possibilita uma sobrevivência mais alta e aumento da reprodução. Mais roedores e um aumento da densidade de ovos de carrapato levam a maior número de roedores infectados no verão seguinte. Em anos de poucas bolotas, quando cervos e roedores passam mais tempo nas florestas de bordo, a prevalência dos carrapatos infectados é transferida das florestas de carvalhos.

Para examinar quais medidas podem ser adotadas para reduzir o risco de doença de Lyme em humanos, pesquisadores também usaram modelos matemáticos, que incluíam todas as espécies principais. Esses modelos sugeriram que, embora reduções nas densidades de cervos tivessem pouco efeito sobre a população de

carrapatos infectados, exceto se a população de cervos fosse completamente erradicada, reduções na população de roedores causariam grande diminuição na população de carrapatos infectados.

A história da doença de Lyme é um excelente exemplo de como a compreensão sobre a ecologia dos parasitas nos possibilita prever quando e onde eles impõem o maior risco para os organismos selvagens e humanos.

Fontes: Ostfeld R. The ecology of Lyme-disease tick. *American scientist* 1997; 85: 338-346.
Ostfeld R *et al*. Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk. *PLOS Biology* 2006;4: 1058-1068.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Muitos tipos diferentes de parasitas afetam a abundância das espécies de hospedeiros.** Os ectoparasitas vivem sobre os organismos hospedeiros, enquanto os endoparasitas vivem dentro dos organismos hospedeiros. Como um grupo, os parasitas incluem ampla diversidade de espécies que consistem em plantas, fungos, protozoários, helmintos, bactérias, vírus e príons. Dentre os parasitas que causam doenças (conhecidos como patógenos), aqueles que recentemente se tornaram abundantes são denominados doenças infecciosas emergentes.

■ **A dinâmica dos parasitas e dos hospedeiros é determinada pela capacidade dos parasitas de infectar o hospedeiro.** A transmissão de parasitas pode ser horizontal – seja por transmissão direta ou transmissão por um vetor – ou vertical, de pais para os filhos. A capacidade de infectar um parasita também depende do modo de entrada do parasita no hospedeiro e da sua capacidade de: infectar as espécies-reservatório, transferir-se para novas espécies de hospedeiros e evitar o sistema imune do hospedeiro.

■ **As populações de parasitas e hospedeiros comumente flutuam em ciclos regulares.** Essas flutuações ocorrem em virtude do aumento da transmissão com a densidade do hospedeiro, mas diminuem à medida que maior proporção da população de hospedeiros desenvolve imunidade. Essas flutuações podem ser modeladas usando o modelo S-I-R.

■ **Os parasitas desenvolveram estratégias de ataque, enquanto os hospedeiros desenvolveram estratégias defensivas.** A seleção natural favoreceu os parasitas que podem melhorar a sua probabilidade de transmissão, incluindo manipulações do comportamento do hospedeiro. Os hospedeiros desenvolveram tanto respostas imunes específicas quanto respostas imunes gerais para combater a infecção. Os hospedeiros também podem empregar defesas mecânicas e bioquímicas contra os parasitas. A coevolução ocorre quando parasitas e o hospedeiro se desenvolvem continuamente um em resposta ao outro.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Compare e confronte as vantagens e as desvantagens da vida como um ectoparasita *versus* um endoparasita.

2. Por que os parasitas não costumam ser muito prejudiciais para os hospedeiros em sua abrangência nativa, mas altamente prejudiciais para os hospedeiros em uma região introduzida?

3. O que possibilita o parasita passar para uma nova espécie de hospedeiro?

4. Se os príons não costumam ser transmissíveis entre bovinos, qual procedimento causou a propagação da doença da vaca louca?

5. O que constitui uma doença infecciosa emergente?

6. Compare a transmissão horizontal *versus* vertical de um parasita.

7. Usando o modelo S-I-R básico da dinâmica de parasitas e hospedeiros, explique por que a proporção de indivíduos infectados na população declina ao longo do tempo.

8. No modelo S-I-R da dinâmica de parasitas e hospedeiros, como o resultado altera se possibilitamos que novos indivíduos suscetíveis nasçam dentro da população?

9. Ao utilizar um teste *t*, qual é uma premissa importante a respeito da distribuição dos dados?

10. Explique por que os patógenos que são altamente letais para os seus hospedeiros podem se tornar menos letais ao longo do tempo.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | DADOS DE SÉRIES TEMPORAIS

Como observamos em "Ecologia hoje | Correlação dos conceitos" ao final deste capítulo, o número de carrapatos-de-patas-negras infectados pela bactéria que causa a doença de Lyme é determinado pelo número de roedores que, por sua vez, é afetado pela produção de bolotas. Ao realizar essas conexões, pesquisadores conheceram a

abundância das diferentes espécies ao longo do tempo. Usando os dados fornecidos na tabela, plote a densidade de bolotas, tâmias e carrapatos ao longo do tempo com a utilização de um gráfico linear.

Com base no seu gráfico, quais padrões você observa quando alterações na densidade de bolotas afetam a densidade de tâmias e quando alterações de tâmias afetam a densidade de carrapatos?

DENSIDADE DE BOLOTAS, TÂMIAS E CARRAPATOS AO LONGO DO TEMPO

ANO	BOLOTAS/m^2	TÂMIAS GRADE DE 2,25 ha	CARRAPATOS/100 m^2
2002	5	1	1
2003	40	3	4
2004	3	70	5
2005	4	10	38
2006	30	5	4
2007	20	50	7
2008	1	15	35
2009	35	8	5
2010	7	62	4
2011	5	18	33
2012	3	10	5

CAPÍTULO 16

Competição

Rato-canguru. Experimentos em ratos-canguru e formigas que se alimentam de sementes no Arizona revelaram que os dois grupos de herbívoros competem entre si de modos complexos. Ilustrado aqui se encontra um rato-canguru-cauda-bandeira (*Dipodomys spectabilis*) com suas bolsas jugais preenchidas por sementes. (Fotografia de Mary McDonald/naturepl.com.)

A Complexidade da Competição

Nos desertos do sudoeste americano, muitas espécies de herbívoros sobrevivem de modos únicos. Essas incluem grandes mamíferos, como cervos e antílopes, diversas espécies de roedores e numerosas espécies de formigas. Durante muito tempo, ninguém considerava a possibilidade de forte competição entre os grupos de animais de tamanhos muito diferentes, porque os ecólogos assumiam que, quando existia competição, apenas os animais de tamanho e tipo similares competiriam entre si. Na década de 1970, os ecólogos James Brown e *et al*. questionaram essa premissa. Sua pesquisa revelou que herbívoros de tamanhos diferentes competem entre si, e tal competição pode criar uma complexa cascata de efeitos.

> **"Embora roedores e formigas compitam no curto prazo, as formigas dependem dos roedores no longo prazo."**

Brown *et al*. realizaram experimentos de campo, nos quais manipularam roedores e formigas que se alimentam de sementes. Construíram grandes cercas ao redor de diversas parcelas de terreno e incluíram os roedores isoladamente, e as formigas do mesmo modo, roedores e formigas juntos, ou nenhuma formiga nem roedor. Isso possibilitou que os pesquisadores determinassem se roedores e formigas competiam por seu recurso alimentar primário, as sementes.

O experimento com cercas forneceu claras evidências de que roedores e formigas competem pelas sementes. Por exemplo, quando as formigas foram excluídas, o número de roedores aumentou em 18% e o crescimento individual dos roedores, em 24%. Quando os roedores foram excluídos, o número de colônias de formigas elevou-se em 71%. Os pesquisadores também observaram que com a exclusão de qualquer grupo, a abundância das sementes nas parcelas cercadas aumentou muito, mas quando ambos foram excluídos, o número de sementes cresceu ainda mais. Esses resultados forneceram evidências adicionais de que os dois grupos competiam pelas sementes. Os pesquisadores também quantificaram as preferências por sementes de cada grupo; embora os roedores preferissem as sementes maiores e as formigas, as menores, houve uma razoável sobreposição no tamanho das sementes que ambos consumiam.

As interações de roedores e formigas também moldaram a competição entre as plantas nas parcelas experimentais. Quando os roedores ou as formigas foram excluídos, mais sementes conseguiram germinar. Isto aumentou a densidade das plantas e levou a mais competição entre elas. Embora mais competição não tenha reduzido a sobrevivência das plantas, houve redução do crescimento e da reprodução delas.

Durante quatro décadas, os pesquisadores continuaram a observar os lotes originais, bem como os lotes adicionais que criaram posteriormente. Ao longo desse período, eles observaram diversos efeitos surpreendentes. Por exemplo, observaram que, a longo prazo os roedores, na verdade, ajudaram a proporcionar mais sementes para as formigas. No decorrer do primeiro ano, a eliminação dos roedores das parcelas cercadas causou um aumento no número de formigas, mas, muitos anos depois, o número de formigas nessas parcelas cercadas começou a declinar. Para determinar o motivo do declínio nas formigas, os pesquisadores observaram cuidadosamente as dietas de sementes dos dois grupos competidores e descobriram que a combinação de roedores e formigas consumia coletivamente toda a variedade de tamanhos de sementes. A competição pelas sementes manteve as densidades de formigas e roedores suficientemente baixas, de modo que nenhuma espécie poderia eliminar suas fontes de sementes. Ela também promoveu diversidade de plantas, que produziram continuamente uma ampla diversidade de tamanhos de sementes. Entretanto, quando os roedores foram excluídos das parcelas cercadas por muitos anos, as formigas continuaram a consumir as sementes menores. Com poucas sementes pequenas deixadas para germinar, as espécies de plantas que produzem estas sementes diminuíram. Além disso, as espécies de plantas de sementes pequenas eram competitivamente inferiores às de plantas de sementes grandes. Em virtude desses fatores, as plantas com sementes pequenas diminuíram tanto que as formigas deixaram de ter alimento suficiente, e a população de formigas declinou. Em resumo, embora roedores e formigas compitam no curto prazo, as formigas dependem dos roedores no longo prazo para manter um suprimento adequado de plantas que produzem as sementes menores que elas conseguem consumir.

As interações de formigas e roedores no deserto enfatiza o fato de que recursos limitados podem controlar a abundância de populações competidoras. Essa competição é dominante e as interações das espécies competidoras podem ser complexas. Neste capítulo, veremos que a competição pode ocorrer em uma ampla diversidade de modos que moldam a composição das comunidades.

Fontes: Brown JH, Davidson DW. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*. 1977; 196:880-2.
Davidson DW *et al*. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology*. 1984; 65:1780-6.
Thibault KM *et al*. Long-term insights into the influence of precipitation on community dynamics in desert rodents. *Journal of Mammalogy*. 2010; 91:787-97.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A competição ocorre quando os indivíduos têm recursos limitados.
- A teoria da competição é uma extensão dos modelos de crescimento logístico.
- O resultado da competição pode ser alterado por condições abióticas, perturbações e interações com outras espécies.
- A competição pode ocorrer por meio de exploração ou interferência direta, ou ser uma competição aparente.

▶ No Capítulo 1, definimos competição como uma interação negativa entre duas espécies que dependem do mesmo recurso limitante para sobreviver, crescer e reproduzir-se. A competição pode ajudar a determinar onde uma espécie pode viver na natureza e quão abundante uma população pode tornar-se. É possível que ocorra entre muitos grupos de organismos, incluindo predadores, herbívoros e parasitas.

Neste capítulo, exploraremos os diferentes tipos de competição e os recursos pelos quais as espécies competem. Em seguida, examinaremos os modelos de competição, que estendem os modelos de Lotka-Volterra introduzidos no Capítulo 14. Os modelos de competição possibilitam-nos prever as condições que determinam quando uma espécie vencerá uma

interação competitiva. Saber como as espécies competem por um recurso é importante, mas também devemos considerar como outras interações podem alterar ou até mesmo reverter os resultados esperados da competição, incluindo efeitos abióticos, perturbações e interações com outras espécies. No fim do capítulo, examinaremos uma diversidade de casos que aparentam descrever a competição, mas que de fato refletem outros processos, englobando predação e herbivoria.

A competição ocorre quando os indivíduos têm recursos limitados

Ao estudarmos a competição, diferenciamos entre **competição intraespecífica**, caracterizada pela competição entre indivíduos da mesma espécie, e **competição interespecífica**, relativa à competição entre indivíduos de espécies diferentes. Consideramos a competição intraespecífica em nossa discussão sobre a dependência da densidade negativa no Capítulo 12, no qual observamos que um aumento na densidade de uma população causa um declínio em sua taxa de crescimento. Discutimos muito menos sobre a competição interespecífica. Esta pode causar o declínio, e finalmente a morte, da população de uma espécie. Ambas as competições intraespecífica e interespecífica desempenham funções substanciais na determinação da distribuição e da abundância das espécies na Terra.

Nesta seção, examinaremos como a competição por um recurso limitado pode fazer uma espécie sobrepujar a outra. Exploraremos a ampla diversidade de recursos disponíveis para os organismos, incluindo recursos que são fixos em abundância e aqueles que são renováveis. Com a nossa compreensão sobre os recursos, em seguida investigaremos a importância do recurso mais limitante em uma população e examinaremos padrões de competição entre espécies que são parentes próximas e parentes distantes.

A FUNÇÃO DOS RECURSOS

Recurso é qualquer item que um organismo consuma ou utilize e cause um aumento na taxa de crescimento de uma população quando se torna mais disponível. Com relação às plantas, os recursos em geral incluem luz solar, água e nutrientes do solo, como o nitrogênio e o fósforo. Cada um é utilizado pela maioria das plantas e desempenha uma função no crescimento de suas populações. Quanto aos animais, os recursos em geral incluem alimento, água e espaço. Por exemplo, animais como mexilhões e cracas passam a maior parte da vida aderidos às rochas na zona entremarés ao longo das costas oceânicas (Figura 16.1). O espaço aberto é um recurso crítico para eles porque, à medida que as rochas se tornam mais populosas, existe menos espaço para o seu crescimento. Como resultado, o crescimento e a fecundidade dos adultos declinam, e existe pouco espaço nas rochas para que os filhotes se estabeleçam. De modo semelhante, muitas aves podem competir por uma quantidade limitada de locais ou cavidades para a construção dos ninhos, e várias espécies de presas competem por um número limitado de buracos e fendas onde possam esconder-se dos predadores. Em cada um desses casos, quando mais espaço torna-se disponível, as populações conseguem aumentar.

Fatores ecológicos que não podem ser consumidos ou utilizados não são considerados recursos. A temperatura, por exemplo, desempenha uma função importante no crescimento e na reprodução de organismos na natureza, mas ela não é um recurso porque não é consumida ou utilizada. O mesmo é verdadeiro para outros fatores abióticos, incluindo o pH e a salinidade. Esses podem afetar o crescimento e a reprodução dos organismos, porém, como os organismos não os consomem ou utilizam, não são recursos e as espécies não competem por eles.

Recursos renováveis versus não renováveis

Podemos classificar os recursos como *renováveis* ou *não renováveis*. Os **recursos renováveis** são constantemente regenerados. Por exemplo, os roedores e as formigas descritos no início do capítulo competem pelas sementes, e, a cada ano, novas plantas crescem e renovam o suprimento de sementes. De modo semelhante, a luz solar é produzida continuamente pelo Sol. Contrariamente, os **recursos não renováveis** não são regenerados. Por exemplo, o espaço é um recurso que tipicamente apresenta uma disponibilidade fixa. Se pensarmos no *habitat* entremarés rochoso, existe uma quantidade fixa de rochas às quais algas e animais podem aderir; o espaço torna-se disponível apenas quando um competidor deixa-o ou morre.

Competição intraespecífica A competição entre indivíduos da mesma espécie.

Competição interespecífica A competição entre indivíduos de espécies diferentes.

Recurso Qualquer item que um organismo consuma ou utilize e que cause um aumento na taxa de crescimento de uma população quando se torna mais disponível.

Recursos renováveis Recursos que são constantemente regenerados.

Figura 16.1 Competição pelo espaço. Organismos sésseis que vivem no bioma entremaré rochoso competem pelo espaço aberto nas rochas como um ponto de aderência. Essa fotografia do Olympic National Park em Washington mostra diversos organismos sésseis na maré baixa, incluindo mexilhões, anêmonas-verdes-gigantes marinhas (*Anthopleura xanthogrammica*), cracas-pedunculadas (*Lepas anserifera*) e estrelas-do-mar ocres (*Pisaster ochraceus*). (Fotografia de Gary Luhm/DanitaDelimont.com.)

Os recursos renováveis podem ter origem dentro ou fora do ecossistema no qual os competidores vivem. Por exemplo, folhas mortas que caem em riachos oriundas da floresta adjacente atuam como alimento para os insetos do riacho. Entretanto, como esses recursos vêm de fora do ecossistema, a competição pode reduzir a abundância deles, mas não pode afetá-los quanto à sua taxa de suprimento. Além disso, os recursos de fora do sistema não respondem à taxa de consumo do recurso. A luz solar atinge continuamente a superfície da Terra, independentemente da taxa na qual as plantas e as algas a consomem, e a quantidade de precipitação local é bastante independente da taxa na qual as plantas a utilizam.

Os competidores podem afetar o suprimento e a demanda de recursos que têm origem no ecossistema. Quando herbívoros competidores ou predadores competidores consomem outra espécie no sistema, eles reduzem aquele suprimento consumido. Entretanto, a redução da abundância de uma espécie consumida afeta o seu crescimento e a sua reprodução, de modo que o consumo prejudica também o futuro suprimento do recurso. Vimos um exemplo disso com a competição entre roedores e formigas. Quando os roedores foram eliminados das parcelas, a maior população de formigas consumiu continuamente as sementes pequenas, e, após alguns poucos anos, havia menos plantas que produziam sementes pequenas.

Em alguns casos, a taxa de suprimento de um recurso renovável produzido em um ecossistema é afetada apenas de modo indireto pelos competidores. Por exemplo, as plantas absorvem o nitrato do solo e o usam para o crescimento. Os herbívoros competidores que consomem as plantas retornam grandes quantidades de compostos nitrogenados para o solo ao defecarem e após a morte, quando seus corpos se decompõem. Esses compostos nitrogenados são decompostos por micro-organismos, que liberam o nitrogênio na forma de nitrato, uma forma que as plantas conseguem utilizar. Os herbívoros podem afetar a taxa de suprimento de nitrato para as plantas, mas a cadeia de eventos apresenta muitas conexões e leva tanto tempo que os herbívoros não sofrem um efeito imediato sobre a taxa do tamanho da população de plantas futuras por meio dessa via indireta.

Lei do mínimo de Liebig

Embora os consumidores possam reduzir a abundância de recursos renováveis e não renováveis, nem todos os recursos limitam as populações consumidoras. Por exemplo, todos os animais terrestres necessitam de oxigênio, mas um aumento na população de uma espécie de animal não deprime a concentração de oxigênio na atmosfera até o ponto em que o crescimento populacional seja limitado. Bem antes que a concentração de oxigênio possa tornar-se limitante, algum outro recurso, tal como o suprimento de alimento, declinará em abundância até que finalmente ele limitará o crescimento da população.

Em certa época, os ecólogos acreditavam que as populações fossem limitadas pelo único recurso que era o mais escasso com relação à demanda. Isso é conhecido como *lei do mínimo de Liebig*, em homenagem a Justus von Liebig, um químico alemão que articulou a ideia em 1840. De acordo com a **lei do mínimo de Liebig**, cada população aumenta até que o suprimento do recurso mais limitante impeça o seu crescimento adicional.

A quantidade de um recurso que limita o crescimento de uma população depende do recurso. Por exemplo, a alga com carapaça de vidro microscópica, conhecida como diatomácea, necessita de sílica e fosfato para crescer e reproduzir-se. Quando uma espécie de diatomácea, *Cyclotella meneghiniana*, é cultivada sob diferentes concentrações de cada elemento, o crescimento populacional cessa sempre que a concentração de sílica é reduzida até 0,6 micromolar (mM), ou toda vez que a concentração de fosfato é reduzida para menos de 0,2 mM. De acordo com a lei do mínimo de Liebig, qualquer recurso que alcance o seu valor limitante em primeiro lugar será aquele que regulará o crescimento da população de diatomáceas.

Se soubermos a quantidade mínima de um recurso que é necessária para o crescimento das populações, deveremos ser capazes de prever qual espécie é o melhor competidor pelo recurso. Um experimento com duas espécies de diatomáceas, mostrado na Figura 16.2, demonstra como a competição pela sílica reduz sua disponibilidade e afeta o resultado da competição. Quando as duas espécies são cultivadas em separado, a *Asterionella formosa* e a *Synedra ulna* apresentam, ambas, um rápido crescimento populacional, seguido de uma estabilização à medida que elas alcançam a própria capacidade de suporte, mostrada na Figura 16.2A. Quando a *Asterionella formosa* obtém a sua capacidade de suporte, ela diminui a abundância de sílica para 1 mM. Entretanto, na vez de a *Synedra ulna* alcançá-la, ela reduz a abundância de sílica para 0,4 mM, que não é sílica suficiente para suportar a população da outra diatomácea. Como resultado, a *Synedra ulna* deve superar a *Asterionella formosa*. Quando um pesquisador pôs ambas as espécies juntas, foi exatamente isso o que ocorreu. Como ilustrado na Figura 16.2B, as duas espécies diminuíram a abundância de sílica até um nível que possibilitou a persistência da *Synedra ulna*, mas que causou o declínio da *Asterionella formosa* até a extinção. O resultado entre essas duas diatomáceas é algo comumente observado na natureza: quando duas espécies competem por um único recurso limitante, a espécie que persiste é aquela que consegue diminuir a abundância até o mais baixo nível.

Recursos não renováveis Recursos que não são regenerados.

Lei do mínimo de Liebig Lei que estabelece que uma população aumente até que o suprimento do recurso mais limitante impeça o seu crescimento adicional.

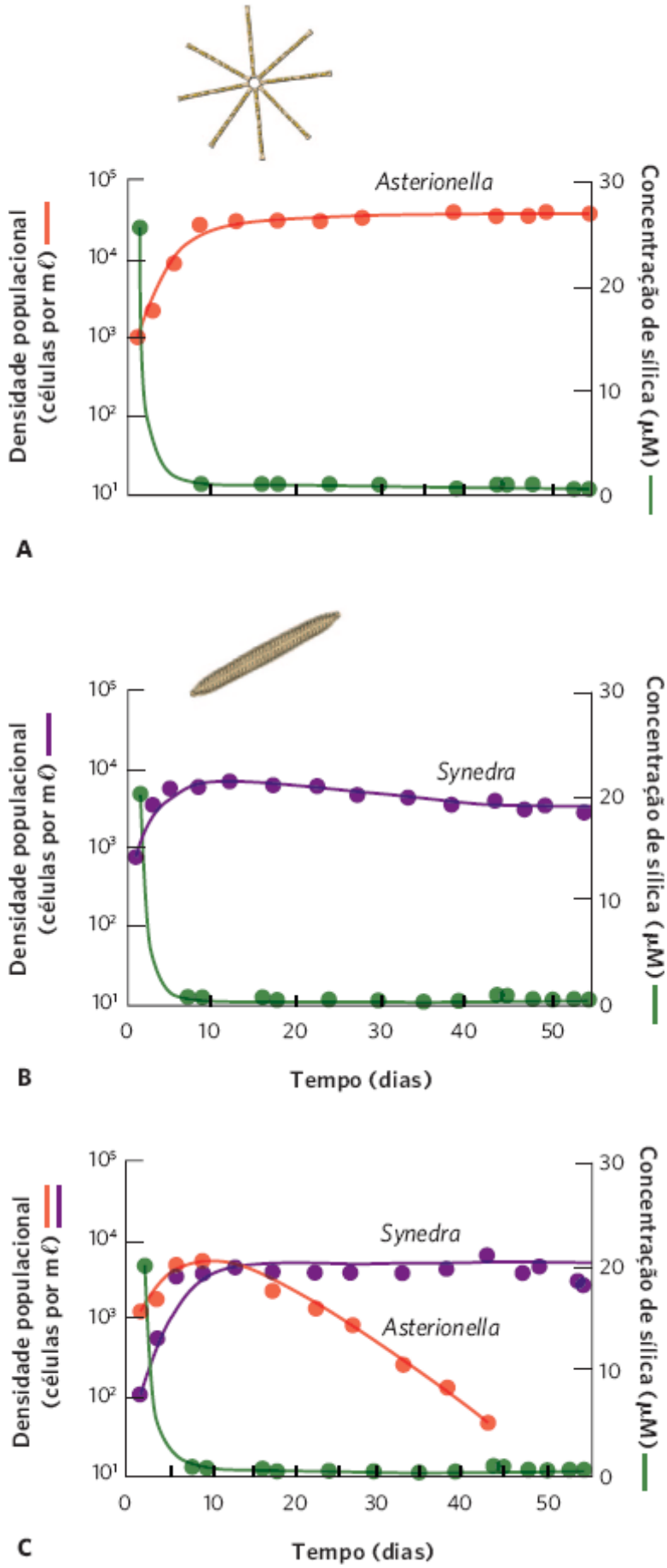


Figura 16.2 Competição pelo recurso mais limitante. Quando cultivadas em separado, as diatomáceas **A.** *Asterionella* e **B.** *Synedra* crescem rapidamente e, em seguida, persistem com tamanhos populacionais próximos da capacidade de suporte de cada uma. Na sua capacidade de suporte, ambas as espécies diminuem dramaticamente a abundância de sílica, embora a *Synedra* reduza a sílica abaixo da abundância necessária à *Asterionella*. **C.** Quando combinadas, as duas espécies reduzem novamente a abundância da sílica, até o ponto em que ainda existe o suficiente para atender às necessidades mínimas da população de *Synedra*, mas não o suficiente para o mesmo na população de *Asterionella*. Como resultado, a população de *Asterionella* declina. (Dados de Tilman D *et al.* Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: An experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography*. 1981; 26:1020-33.)

Interações dos recursos

A lei do mínimo de Liebig assume que cada recurso tem um efeito independente sobre o crescimento de uma população. Em outras palavras, ela supõe que, se um determinado recurso limita o crescimento de indivíduos e populações, o aumento da disponibilidade de outros recursos não melhorará tal crescimento. Entretanto, esse nem sempre é o caso, como observado na pesquisa sobre o pequeno bálsamo (*Impatients parviflora*), uma planta que é comum nos bosques ingleses. Pesquisadores queriam saber se essa planta responderia de modo independente a dois recursos diferentes: fertilizante e luz. Eles plantaram sementes das plantas em potes preenchidos com solo. Os potes de controle receberam apenas água, enquanto os potes fertilizados continham uma solução com água e fertilizante. Esses dois grupos de potes, em seguida, foram cultivados sob uma de quatro diferentes intensidades de luz por cinco semanas. Como é possível notar na Figura 16.3, as plantas cultivadas em solo com baixo teor de nutrientes tiveram somente um pequeno aumento no crescimento quando a quantidade de luz foi elevada. De modo similar, as plantas cultivadas em uma intensidade baixa de luz apresentaram um pequeno aumento no crescimento na medida em que os nutrientes do solo foram elevados. Entretanto, as cultivadas sob alta fertilidade do solo e alta intensidade da luz apresentaram um aumento no crescimento, o qual foi muito maior do que a soma dos efeitos da fertilidade e da intensidade da luz em separado. Isso significa que um aumento em um recurso pode ter um efeito muito maior sobre uma população quando existe um aumento simultâneo em um segundo recurso.

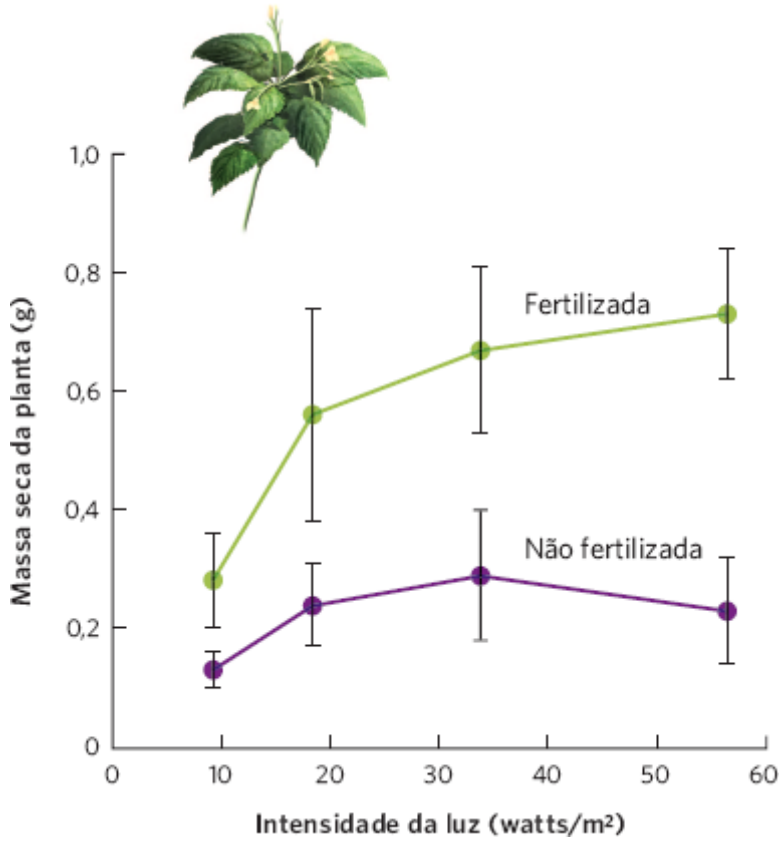


Figura 16.3 Interações dos recursos. O pequeno bálsamo apresentou pouco crescimento quando a intensidade da luz foi aumentada sob baixa fertilidade do solo. Entretanto, no momento em que a intensidade da luz e a fertilidade foram aumentadas, a grande quantidade de crescimento verificada foi muito mais alta do que soma dos dois efeitos em separado. As barras de erro são os intervalos de confiança de 95%. (Dados de Peace WJH, Grubb PJ. Interaction of light and mineral nutrient supply in the growth of *Impatients parviflora*. *New Phytologist*. 1982; 90:127-50.)

O PRINCÍPIO DA EXCLUSÃO COMPETITIVA

Um estudo clássico da competição entre as espécies foi conduzido pelo biólogo russo Georgyi Gause na década de 1930. Como visto no Capítulo 12, Gause conduziu experimentos laboratoriais que exploraram como as populações de protistas do gênero *Paramecium* cresciam quando viviam isoladamente ou em conjunto com recursos limitados. Ele iniciou cultivando duas espécies – *Paramecium aurelia* e *Paramecium caudatum* – em separado em tubos de ensaio. Os tubos de ensaio continham uma quantidade fixa de alimento – a bactéria *Bacillus pyocyaneus*. Quando cultivada em separado, a população de cada espécie de *Paramecium* inicialmente sofreu um rápido crescimento e, em seguida, começou a estabilizar-se à medida que alcançava sua capacidade de suporte (dados observados nos dois primeiros gráficos da Figura 16.4). Entretanto, quando as duas espécies foram cultivadas juntas no tubo de ensaio, Gause observou um resultado diferente. Como verificado na Figura 16.4C, a população de *P. aurelia* persistiu no tubo de ensaio, mas a população de *P. caudatum* declinou

até níveis muito baixos na ocasião do fim do experimento. Em resumo, *P. aurelia* foi o competidor superior, presumivelmente causando a diminuição da abundância da bactéria até um ponto tão baixo que o *P. caudatum* não pôde persistir.

Experimentos de competição similares foram conduzidos centenas de vezes com o uso de uma ampla diversidade de organismos. Tais experimentos com frequência produzem o mesmo resultado: uma espécie persiste e a outra morre. Esse padrão comum levou ao desenvolvimento do **princípio da exclusão competitiva**, o qual estabelece que duas espécies não podem coexistir indefinidamente quando ambas são limitadas pelo mesmo recurso. Os pesquisadores comumente observam que em ocasiões nas quais duas espécies são limitadas pelo mesmo recurso, uma espécie é melhor na obtenção do recurso, ou consegue sobreviver melhor se o recurso é escasso.

Competição entre espécies proximamente aparentadas

Como visto no caso das formigas e dos roedores, a competição pode ocorrer entre organismos de parentesco próximo ou distante. Charles Darwin acreditava que a competição fosse mais intensa entre espécies proximamente aparentadas porque, conforme ele raciocinou, elas contêm atributos semelhantes, provavelmente consomem recursos similares e, portanto, têm potencial para competir fortemente.

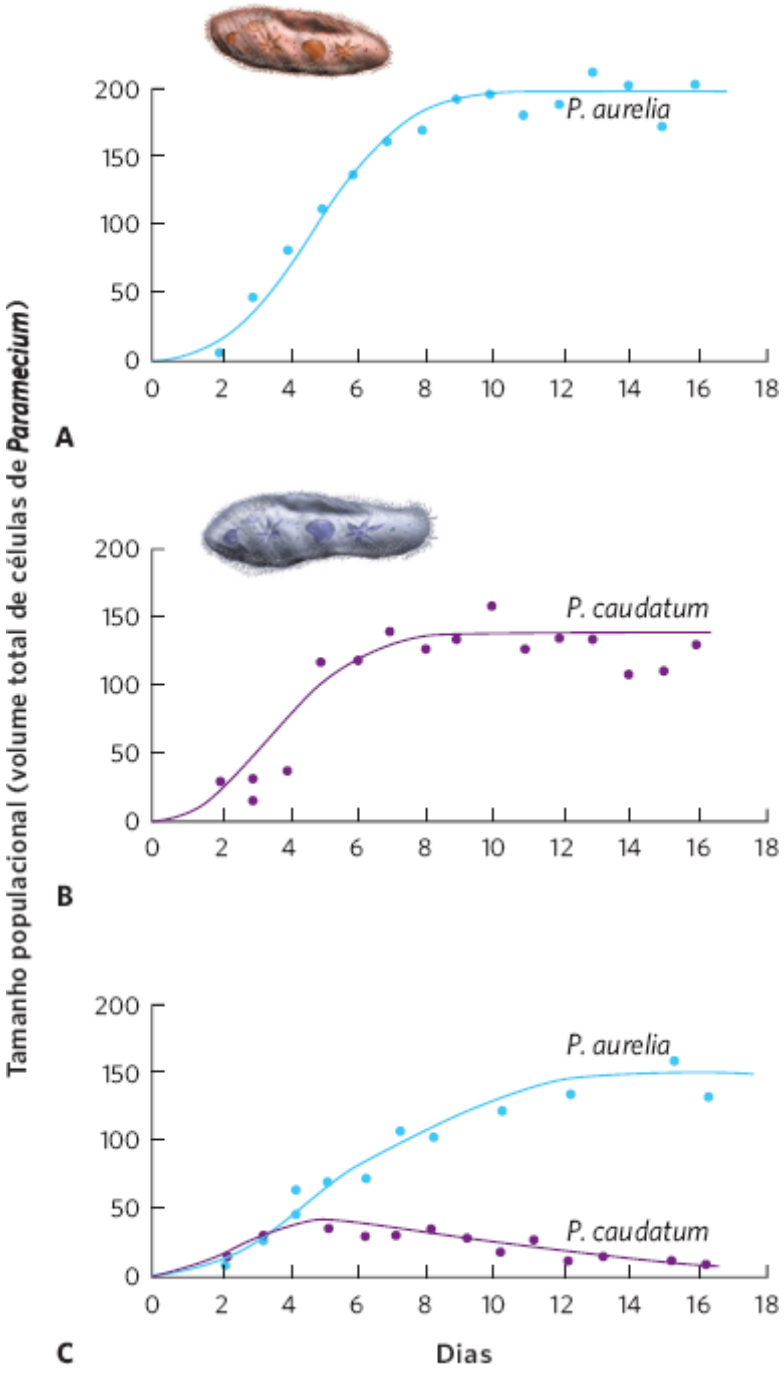


Figura 16.4 Competição entre duas espécies de protistas. Gause cultivou diferentes espécies de protistas e mediu as populações em termos do volume total de células no recipiente. Ao cultivar cada uma das espécies em separado com uma ração diária fixa de bactérias, as populações de **A.** *P. aurelia* e **B.** *P. caudatum* cresceram rapidamente, até obterem suas capacidades de suporte. **C.** Quando as duas espécies foram cultivadas juntas, *P. aurelia* continuou a crescer bem, mas *P. caudatum* foi reduzida

para uma densidade populacional muito baixa. Como *P. caudatum* ainda se encontrava em baixas quantidades, *P. aurelia* não obteve o mesmo tamanho populacional como quando foi cultivada isoladamente. (Dados de Gause GF. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, 1934.)

Depois de Darwin, naturalistas observaram que espécies proximamente aparentadas que vivem na mesma região com frequência crescem em *habitats* diferentes. Eles formularam a hipótese de que, como essas espécies competiriam fortemente pelos mesmos recursos, a seleção natural favoreceria diferenças no uso do *habitat*. Estas diferenças no uso do *habitat* possibilitariam que cada espécie tivesse uma vantagem competitiva no seu *habitat* preferido e uma desvantagem competitiva em *habitats* preferidos por espécies proximamente aparentadas.

Princípio da exclusão competitiva O princípio de que duas espécies não podem coexistir indefinidamente quando ambas são limitadas pelo mesmo recurso.

O primeiro teste experimental dessa hipótese foi conduzido em 1917 pelo botânico britânico Arthur Tansley, que trabalhou com duas espécies de pequenas plantas perenes conhecidas como garança. A garança-do-brejo (*Galium saxatile*) vive tipicamente em solos ácidos, enquanto a garança-branca (*Gymnema sylvestre*) habita normalmente solos alcalinos. Para determinar se cada espécie competia melhor sob as condições nas quais ocorria naturalmente, Tansley *et al*. plantaram-nas tanto em separado quanto em conjunto, em caixas profundas contendo solos ácidos ou alcalinos, conforme ilustrado na Figura 16.5. Como as caixas estavam localizadas em um único local – o Jardim Botânico em Cambridge, na Inglaterra –, quaisquer diferenças no crescimento ocorreriam em virtude dos tipos de solos nos quais a garança foi plantada.

Quando cultivadas em separado, cada uma das espécies germinou e cresceu em ambos os tipos de solo. Entretanto, cada espécie apresentou germinação e crescimento mais vigorosos no tipo de solo característico de seu *habitat* natural. Quando cultivadas em conjunto em solos alcalinos, a garança-branca cresceu mais e sombreou a garança-do-brejo, ao contrário do cultivo delas em conjunto em solos ácidos, no qual a garança-do-brejo superou a garança-branca. Tansley concluiu que embora ambas as espécies sejam capazes de viver em ambos os tipos de solo quando cultivadas em separado, a competição intensa de uma parente próxima restringe a sua distribuição na natureza ao tipo de solo que dá a elas uma vantagem competitiva. Centenas de estudos inspirados pelo trabalho de Tansley ampararam esse achado de que muitas espécies proximamente aparentadas são competidoras intensas e, portanto, distribuídas em *habitats* diferentes de modo que reduzam a sobreposição e, consequentemente, a competição de uma com a outra.

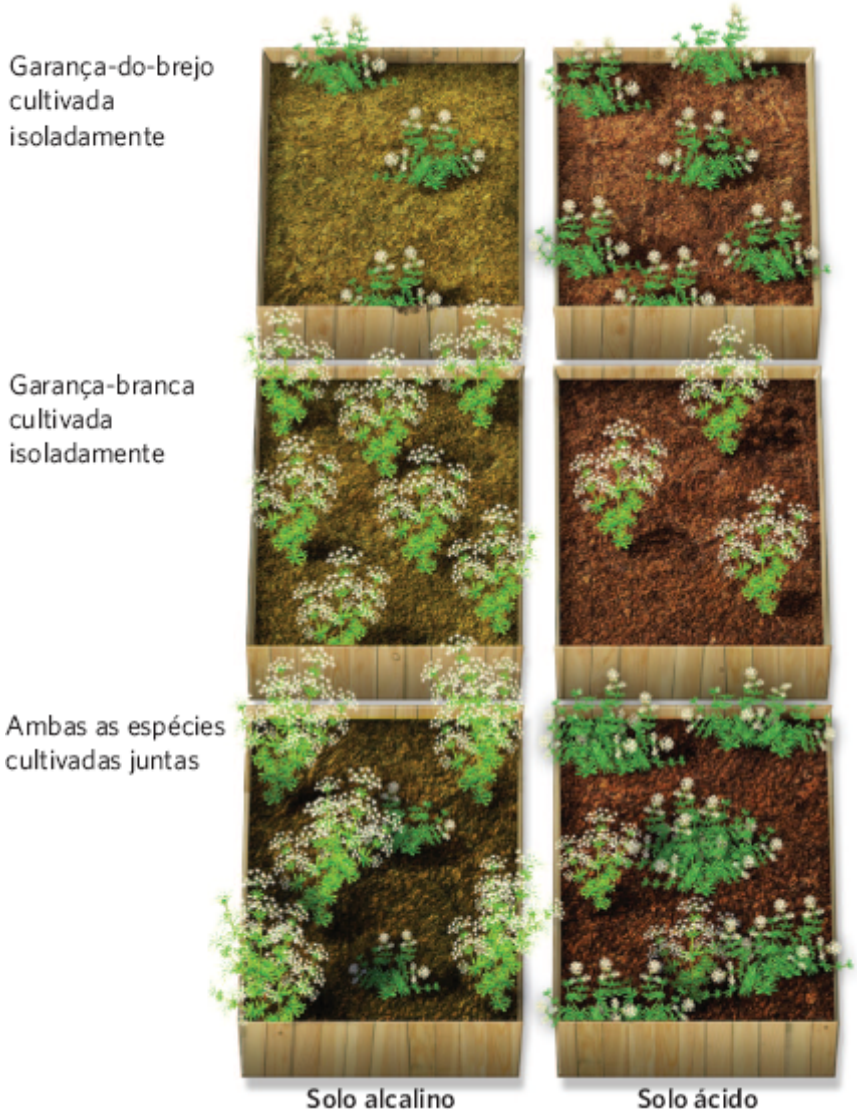


Figura 16.5 Experimento de Tansley com garanças. A garança-branca vive naturalmente em solos alcalinos e a garança-do-brejo, em solos ácidos. Cada espécie foi plantada em seu solo preferido ou no solo preferido da outra espécie; cada espécie cresceu e sobreviveu melhor em seu próprio solo preferido. Esse experimento mostrou que, embora espécies proximamente aparentadas possam ser competidoras intensas, a competição é reduzida quando os competidores se desenvolvem para um melhor desempenho em *habitats* diferentes.

Competição entre espécies distantemente aparentadas

Embora a competição possa ser bastante intensa entre parentes próximos, ela também pode ser árdua entre parentes distantes que consomem um recurso comum. Conforme observamos na Figura 16.1, o espaço aberto nas rochas no bioma entremarés é um recurso utilizado por diversas espécies distantemente aparentadas, como as cracas, mexilhões, algas, esponjas e outras, todas as quais competem intensamente por esse espaço limitado. Como veremos posteriormente neste capítulo, o resultado desta competição entre tantos competidores depende das suas capacidades de competir, bem como das suas capacidades de tolerar as diferentes condições abióticas e a predação.

Outro exemplo de competição entre espécies diferentes ocorre entre animais que se alimentam de *krill* (*Euphausia superba*). *Krills* são crustáceos similares ao camarão os quais vivem nos oceanos que circundam a Antártica e são consumidos virtualmente por todos os tipos de animais marinhos grandes, incluindo peixes, lulas, pinguins, focas e baleias. A exploração comercial das baleias no Hemisfério Sul causou um declínio nas suas populações, enquanto as populações de pinguins e focas aumentaram. Isso sugere que a redução da quantidade de baleias facilitou a competição pelo *krill* e possibilitou o crescimento das populações de pinguins e focas.

Uma intensa competição também pode ocorrer entre espécies distantemente aparentadas em ecossistemas terrestres. No solo da floresta, aranhas, besouros de solo, salamandras e aves consomem os invertebrados que vivem na serapilheira. Em ecossistemas de desertos, aves e lagartos alimentam-se de muitas das mesmas espécies de insetos. Como discutido no início do capítulo, formigas e roedores do deserto competem por sementes. Quando examinados os padrões dos tamanhos de sementes consumidos por formigas e roedores, como mostrado na Figura 16.6, pode-se observar que os dois grupos consomem uma ampla variedade de tamanhos de sementes, mas as formigas tendem a consumir mais sementes pequenas, enquanto os roedores tendem a comer mais sementes grandes.

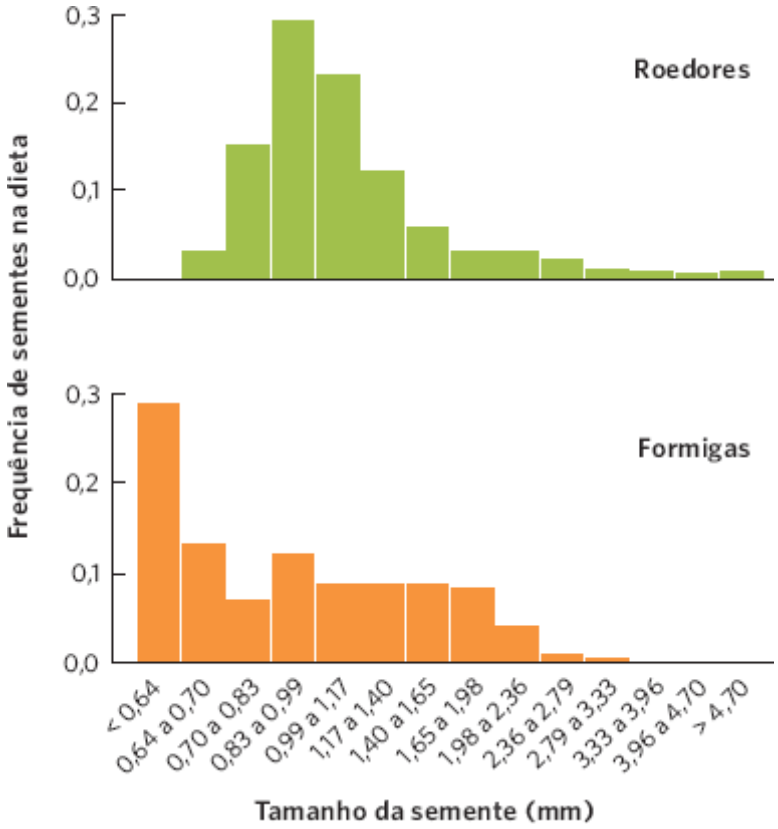


Figura 16.6 Competição pelo tamanho da semente em roedores e formigas. Os dois grupos de herbívoros nos desertos do Arizona consomem sementes de tamanho similar, embora os roedores prefiram sementes razoavelmente maiores e as formigas, moderadamente menores. Essa sobreposição no consumo de sementes significa que essas duas espécies distantemente aparentadas podem competir entre si. (Dados de Brown JH, Davidson DW. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*. 1977; 196:880-2.)

A teoria da competição é uma extensão dos modelos de crescimento logístico

No Capítulo 12, relembramos que o crescimento e a regulação populacional podem ser modelados com o uso da equação de crescimento logístico. Extensões dessa equação são capazes de ajudar-nos a compreender a dinâmica populacional de duas espécies que estejam competindo entre si. Nesta seção, começaremos examinando os modelos de competição de Lotka-Volterra quando existe um único recurso limitante. Em seguida, expandiremos a nossa perspectiva e consideraremos modelos que incluem diversos recursos limitantes. Embora esses modelos representem condições que são simplificadas da natureza, eles fornecem um fundamento útil para a exploração das interações competitivas e das condições sob as quais as espécies podem coexistir.

COMPETIÇÃO POR UM ÚNICO RECURSO

Para compreender como as populações de duas espécies competem por um único recurso, vamos iniciar com a equação de crescimento logístico introduzida no Capítulo 12:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Como podemos lembrar, a parte da equação entre parênteses representa a competição intraespecífica pelos recursos. À medida que o tamanho da população, N, aproxima-se da capacidade de suporte do ambiente, K, o termo entre parênteses aproxima-se de zero. Neste ponto, a taxa de crescimento da população é zero, o que significa que a população alcançou um equilíbrio estável.

Se desejarmos utilizar essa equação para modelar a competição entre duas espécies que competem por um único recurso, precisamos considerar a capacidade de suporte do ambiente com relação ao número de indivíduos de ambas as espécies que estão sendo sustentadas. Por exemplo, imagine um ambiente que apresenta uma capacidade de suporte de 100 coelhos. Vamos também assumir que o alimento necessário para suportar 100 coelhos possa, em vez disto, suster 200 esquilos. O ambiente também pode admitir muitas combinações diferentes de coelhos e esquilos, como 90 coelhos e 20 esquilos, ou 80 coelhos e 40 esquilos.

Para incluir uma segunda espécie na nossa equação, precisamos adicionar duas informações: o número de indivíduos da segunda espécie e quanto cada indivíduo da segunda espécie afeta a capacidade de suporte da primeira espécie. Por exemplo, se desejássemos saber a taxa de crescimento de uma população de coelhos, precisaríamos saber o número de coelhos e esquilos na área e – em termos de consumo de recursos – quantos esquilos igualam-se a um coelho. Como desejamos modelar as alterações na população com relação às duas espécies, utilizaremos uma equação para cada uma. Nessas equações, indicamos as espécies 1 e 2 com o uso dos subscritos 1 e 2, respectivamente.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1}\right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2}\right)$$

A primeira equação informa-nos que a taxa de variação na população da espécie 1 depende de sua taxa de crescimento intrínseca (r), do número de indivíduos da espécie 1 presente (N_1) e – entre parênteses – dos efeitos combinados da espécie 1 e da espécie 2 no consumo do recurso quanto à capacidade de suporte. A segunda equação revela-nos o mesmo com relação à espécie 2.

Nessas equações, utilizamos duas variáveis, os termos α e β, que são denominados *coeficientes de competição*. Os **coeficientes de competição** são variáveis que realizam a conversão entre o número de indivíduos de uma espécie e o número de indivíduos da outra espécie. Nas equações antecedentes, α converte os indivíduos da espécie 2 no número equivalente de indivíduos da espécie 1. De modo similar, β converte os indivíduos da espécie 1 no número equivalente de indivíduos da espécie 2. Em nosso exemplo de coelhos e esquilos que competem por um recurso alimentar comum, podemos definir os coelhos como a espécie 1 e os esquilos como a espécie 2. Naquele caso, o valor de α seria 0,5, porque um esquilo é equivalente a 0,5 coelho. De maneira semelhante, o valor de b seria 2,0, pois um coelho é equivalente a dois esquilos.

Coeficientes de competição Variáveis que realizam a conversão entre o número de indivíduos de uma espécie e o número de indivíduos da outra espécie.

Plotagem das populações de cada espécie em equilíbrio

Com o uso destas duas equações, conseguimos criar gráficos que nos ajudam a compreender quando cada uma das populações irá alcançar o ponto no qual ela deixa de aumentar ou diminuir. Esse ponto é o de equilíbrio da população. Podemos começar determinando as condições sob as quais a espécie 1 apresentará uma população em equilíbrio. Isso ocorrerá sempre que a alteração no tamanho populacional por unidade de tempo for zero:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1}\right) = 0$$

$$r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1}\right) = 0$$

Existem duas condições capazes de deixar essa equação em equilíbrio. Uma condição ocorre quanto $N_1 = 0$. Não é surpresa que, se não houver indivíduos da espécie 1, não haverá crescimento da espécie 1. Quando N_1 não é zero, podemos encontrar o equilíbrio ao rearranjar a equação:

$$r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1}\right) = 0$$

$$\left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1}\right) = 0$$

$$\frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1} = 1$$

$$N_1 + \alpha N_2 = K_1$$

$$N_1 = K_1 - \alpha N_2$$

Em palavras, essa equação informa-nos que o número de indivíduos N_1 depende da capacidade de suporte total em relação à espécie 1, menos a quantidade de recursos consumidos por algum número de indivíduos N_2. Com base nessa equação, podemos traçar uma reta que representa todas as combinações de N_1 e N_2 que existiriam quando a população N_1 estiver em equilíbrio. Podemos plotar essa reta em um gráfico que tem N_1 no eixo x e N_2 no eixo y, como mostrado na Figura 16.7A. Para traçar essa reta, precisamos identificar as interseções x e y no gráfico.

A interseção x pode ser encontrada fazendo N_2 igual a zero. Se fizermos isso, a equação é simplificada para

$$N_1 = K_1 - \alpha(0)$$
$$N_1 = K_1$$

Como pode ser observado a partir dessa equação, quando não existem indivíduos N_2, a população N_1 alcança o equilíbrio quando alcança sua capacidade de suporte K_1.

A interseção y pode ser encontrada fazendo N_1 igual a zero. Se nós fizermos isso, a equação é simplificada para

$$0 = K_1 - \alpha N_2$$
$$\alpha N_2 = K_1$$
$$N_2 = K_1 \div \alpha$$

Como se pode ver desta equação, quando não existem indivíduos N_1, o equilíbrio ocorre quando a população N_2 alcança $K_1 \div \alpha$ indivíduos.

Depois de identificarmos as interseções x e y, podemos construir a reta no gráfico que representa todas as combinações de N_1 e N_2 que fazem com que a população de N_1 esteja em equilíbrio, como ilustrado pela reta verde na Figura 16.7A. É possível observar naquela figura que, à medida que aumentamos N_2, a população de equilíbrio N_1 torna-se menor, porque a espécie 2 agora está consumindo alguns dos recursos de que a espécie 1 necessita. Como essa equação de uma linha reta representa tamanhos populacionais nos quais uma população apresenta crescimento zero, ela é denominada **isóclina de crescimento populacional zero**.

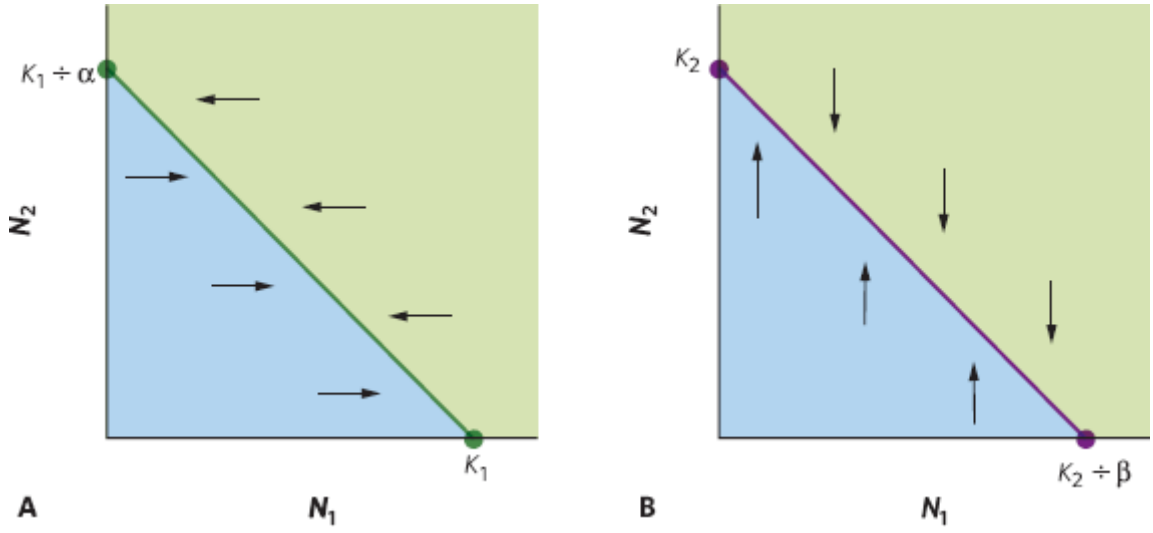


Figura 16.7 Tamanhos populacionais de duas espécies em equilíbrio. **A.** A isóclina de equilíbrio para a espécie 1, representada como uma reta verde, constitui todas as combinações de tamanhos populacionais da espécie 1 (N_1) e tamanhos populacionais da espécie 2 (N_2) que causam o crescimento zero da espécie 1. Quando a espécie 2 tiver uma abundância zero, a espécie 1 terá uma abundância K_1, que é a capacidade de suporte da espécie 1. **B.** A isóclina de equilíbrio para a espécie 2, indicada como uma reta roxa, representa todas as combinações de tamanhos populacionais da espécie 1 (N_1) e tamanhos populacionais da espécie 2 (N_2) que provocam o crescimento zero da espécie 2. Se a espécie 1 tiver uma abundância zero, a espécie 2 terá uma abundância K_2, a qual é a capacidade de suporte da espécie 2. As setas indicam como cada população aumenta ou diminui à medida que se movimenta para longe da reta de equilíbrio.

A isóclina de crescimento populacional zero para a espécie 1 representa os valores de N_1 que estão em equilíbrio ao longo de uma variação de valores de N_2. Em consequência, quando a população N_1 está à esquerda da isóclina, como indicado pela região azul, ela apresentará crescimento populacional e fará movimento para a direita até que alcance a isóclina. Contrariamente, quando a população N_1 estiver à direita da isóclina, como indicado pela região verde, ela apresentará um declínio populacional, movimentando-se, assim, para esquerda até que encontre a isóclina.

Já que representamos graficamente a isóclina de crescimento populacional zero para a espécie 1, precisamos fazer o mesmo quanto à espécie 2. Para tanto, fazemos a segunda equação igual a zero e, em seguida, rearranjamos a equação:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2}\right) = 0$$

$$r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2}\right) = 0$$

$$\left(1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2}\right) = 0$$

$$\frac{N_2 + \beta N_1}{K_2} = 1$$

$$N_2 + \beta N_1 = K_2$$

$$N_2 = K_2 - \beta N_1$$

Pode ser observado que essa equação parece semelhante à que derivamos para N_1. A fim de determinar as interseções *x* e *y* para a reta de equilíbrio da espécie 2, podemos realizar as mesmas etapas matemáticas que utilizamos para a espécie 1. Por exemplo, quando fazemos $N_1 = 0$, o equilíbrio ocorrerá para a espécie 2 quando ela alcançar a sua capacidade de suporte:

$$N_2 = K_2 - \beta(0)$$
$$N_2 = K_2$$

Se em seguida fizermos $N_2 = 0$, o equilíbrio ocorrerá quando:

$$0 = K_2 - \beta N_1$$
$$\beta N_1 = K_2$$
$$N_1 = K_2 \div \beta$$

Com o uso dessas duas interseções, é possível plotar uma isóclina de crescimento populacional zero para a espécie 2, como ilustrado pela reta roxa na Figura 16.7B. Como pode ser observado nessa figura, à medida que N_1 aumenta, o tamanho populacional de equilíbrio de N_2 diminui, porque a espécie 1 está consumindo o recurso de que a espécie 2 necessita. Como essa é uma isóclina de crescimento populacional zero para a espécie 2, quando a população N_2 estiver acima da isóclina, como indicado pela região verde, ela apresentará um declínio populacional até que alcance a isóclina. Por outro lado, se a população estiver abaixo da isóclina, como indicado pela região azul, ela terá crescimento populacional até que encontre a isóclina.

Ao traçar ambas essas isóclinas populacionais, podemos observar que as taxas de crescimento das duas populações (r_1 e r_2) não afetam a posição da isóclina. Embora as taxas de crescimento determinem quão rapidamente uma população pode alcançar um equilíbrio, elas não afetam a localização do ponto de equilíbrio.

Previsão do resultado da competição

Agora que conhecemos as condições sob as quais cada uma das duas espécies alcança um tamanho populacional em equilíbrio, podemos determinar se uma das duas espécies vencerá a interação competitiva, ou se as duas espécies coexistirão. Fazemos isso sobrepondo as duas isóclinas de crescimento populacional zero em relação à espécie 1 e à espécie 2. Como ilustrado na Figura 16.8, a sobreposição das duas retas pode produzir quatro resultados possíveis. Em todos os quatro casos, quando ambas as espécies começam com tamanhos populacionais pequenos, conforme indicado pela região em amarelo, ambas apresentarão crescimento populacional. Contrariamente, quando ambas as espécies iniciam com tamanhos populacionais grandes, como indicado pela região em verde, as duas apresentarão um declínio populacional. Entretanto, é na região que se encontra entre esses dois extremos que podemos determinar o resultado da competição.

Na Figura 16.8A, a isóclina relativa à espécie 1 encontra-se mais longe da isóclina em relação à espécie 2. Como resultado, qualquer combinação dos números das duas espécies que caia dentro da região em azul significa que a espécie 1 encontra-se abaixo da própria isóclina e a sua população crescerá, enquanto a espécie 2 está acima da própria isóclina e a

população desta declinará. O efeito líquido da movimentação da espécie 1 para a direita e da movimentação da espécie 2 para baixo – ambas indicadas pelas setas finas – é que a combinação das duas espécies se movimenta para baixo e para a direita, como indicado pela seta espessa. Essa combinação continuará a movimentar-se, até que finalmente alcance um equilíbrio. Nesse ponto, N_1 alcança a sua capacidade de suporte e N_2 é extinta.

Na Figura 16.8B, observamos a situação oposta; a isóclina da espécie 2 encontra-se mais longe do que a isóclina da espécie 1. Nesse caso, qualquer combinação das duas espécies que caia dentro na região em azul significa que a espécie 1 situa-se acima da sua isóclina, e, assim, sua população declinará, enquanto a espécie 2 localiza-se abaixo da sua isóclina, e, portanto, a sua população crescerá. Com o deslocamento da espécie 1 para a esquerda e o da espécie 2 para cima, o efeito resultante é que a combinação das duas espécies se desloca para cima e para a esquerda. À medida que esse processo continua, a combinação alcançará um equilíbrio; N_2 alcança a sua capacidade de suporte e N_1 é extinta.

Isóclina de crescimento populacional zero Tamanhos populacionais nos quais uma população apresenta crescimento zero.

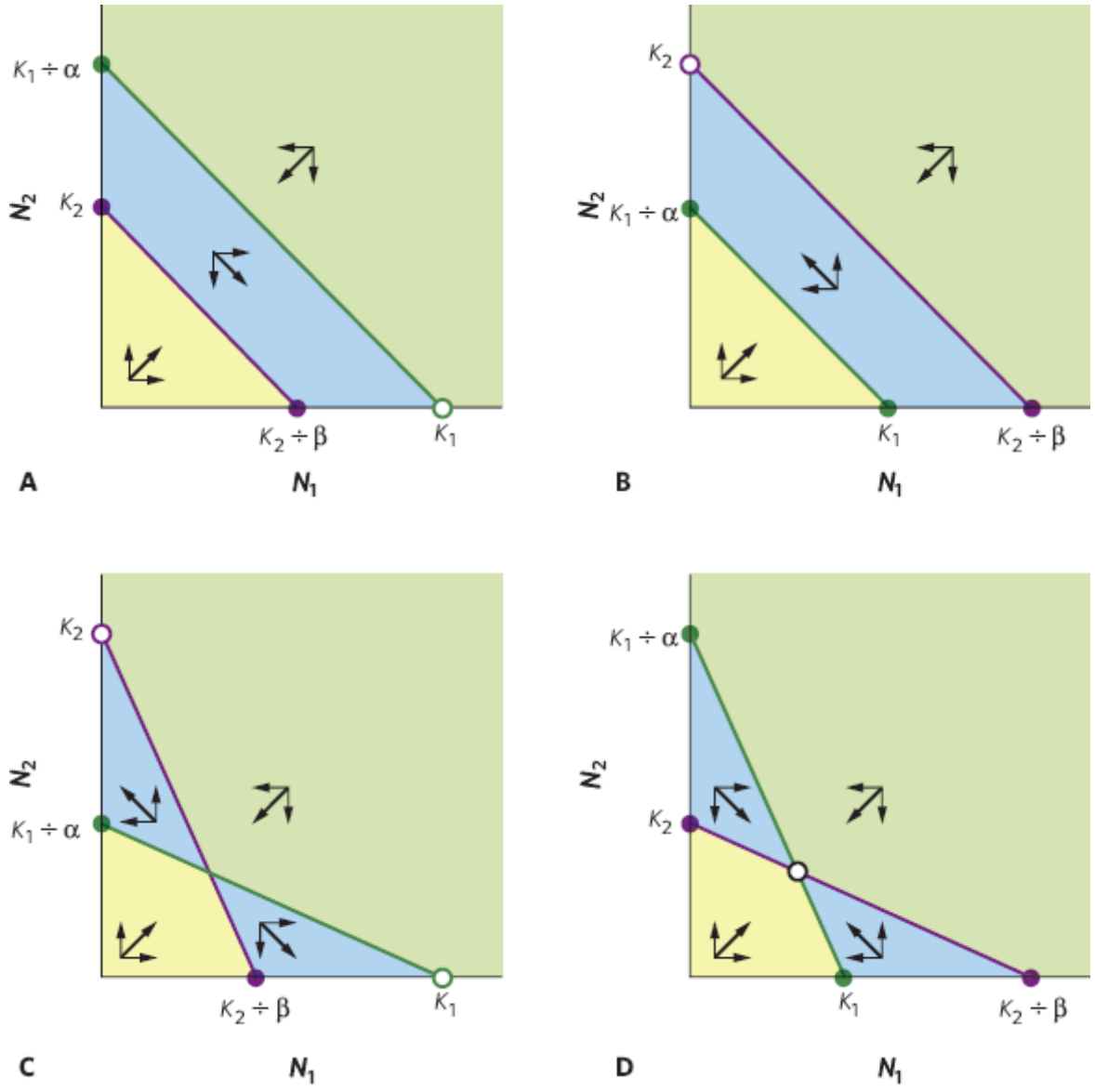


Figura 16.8 Previsão do resultado da competição por um único recurso. Com base nas equações de competição de Lotka-Volterra, existem quatro resultados possíveis da competição. **A.** Se a isóclina de crescimento populacional zero relativa à espécie 1 estiver mais longe do que a espécie 2, a espécie 1 aumentará até a sua capacidade de suporte e a espécie 2 será extinta. **B.** Caso a isóclina da espécie 2 esteja mais longe em relação à espécie 1, a espécie 2 aumentará até a sua capacidade de suporte e a espécie 1 será extinta. **C.** Na hipótese de as isóclinas cruzarem-se e as duas capacidades de suporte forem os pontos mais externos nos dois eixos, o vencedor dependerá do número inicial de cada espécie. **D.** Se houver cruzamento das isóclinas e as duas capacidades de suporte consistirem nos pontos mais internos nos dois eixos, então as duas espécies coexistirão. Assim como na Figura 16.7, a reta verde representa a isóclina populacional quanto à espécie 1 e a roxa, a isóclina da espécie 2. As setas pretas finas constituem aumentos e diminuições nos tamanhos populacionais para cada espécie, enquanto as espessas indicam os efeitos líquidos das alterações populacionais em ambas as espécies.

Na Figura 16.8C, as duas isóclinas cruzam-se, com K_1 e K_2 como os pontos mais extremos nos eixos. Nesse cenário, há dois equilíbrios possíveis, e o resultado depende do número inicial de cada espécie. Se a combinação das duas espécies estiver situada na região em azul, o resultado da competição dependerá da combinação de N_1 e N_2 encontrada. Caso essa combinação esteja na região superior esquerda em azul, o deslocamento resultante é em direção a K_2 e, com isso, a espécie 2 vence a interação competitiva. Se a combinação de N_1 e N_2 cair na região inferior direita em azul, o deslocamento resultante é em direção a K_1, e, então, a espécie 1 vence.

Na Figura 16.8D, as duas isóclinas também se cruzam, mas, desta vez, com K_1 e K_2 como os dois pontos mais internos nos eixos. Nesse cenário, o deslocamento de cada população relativo à sua isóclina causa um movimento resultante em direção a um ponto de equilíbrio único, no qual as duas retas cruzam-se. Isso significa que as duas espécies competidoras coexistirão; uma não superará a outra.

Em geral, essas equações revelam que a coexistência de duas espécies competidoras é mais provável quando a competição interespecífica é mais fraca do que a intraespecífica – ou seja, quando os coeficientes de competição α e β são menores que 1. Em outras palavras, a coexistência de duas espécies competidoras ocorre nos casos em que os indivíduos de cada espécie competem mais fortemente entre si (coespecíficos) do que com os da outra espécie (heteroespecíficos).

COMPETIÇÃO POR MÚLTIPLOS RECURSOS

Embora seja mais simples pensar a respeito de duas espécies que competem por um recurso, na realidade, as espécies na natureza competem por múltiplos recursos. Por exemplo, plantas de campos podem competir simultaneamente por água, nitrogênio e luz solar. Pode-se prever o resultado dessa competição mais complexa ao pensar sobre um caso no qual duas espécies competem por dois recursos diferentes. Se a espécie 1 for mais capaz de sustentar-se em níveis mais baixos de ambos os recursos do que a espécie 2, então a espécie 1 vencerá a interação competitiva. Entretanto, o resultado é alterado quando a espécie 1 é melhor ao sobreviver em um nível baixo de um recurso, mas a espécie 2 é mais capacitada para sobreviver em um nível baixo do outro recurso. Nesse caso, como nenhuma das espécies pode levar a outra à extinção, as duas devem coexistir.

Esse princípio foi demonstrado pela primeira vez por David Tilman em uma série de experimentos conduzidos com duas espécies de diatomáceas: *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiniana*. Falamos dessas espécies quando discutimos a lei do mínimo de Liebig. Ambas necessitam tanto de silício (Si), para produzir as suas carapaças exteriores vítreas, quanto de fósforo (P), para as suas atividades metabólicas. Entretanto, cada espécie difere no quanto necessita de cada recurso. A *Cyclotella* utiliza o silício de modo mais eficiente, e, por conta disso, sua população consegue sobreviver em uma baixa abundância de silício. Contrariamente, a *Asterionella* usa o fósforo de modo mais eficiente, e, consequentemente, sua população consegue sobreviver em uma baixa abundância de fósforo. Com base nestas diferenças, Tilman previu que, se as diatomáceas fossem cultivadas sob uma baixa razão Si/P, a *Cyclotella* dominaria a interação competitiva, porque o silício estaria com estoque baixo. Se ambas fossem cultivadas com alta razão Si/P, a *Asterionella* dominaria a interação competitiva, pois o fósforo estaria com estoque baixo. Ele também previu que, em razões intermediárias de Si/P, as duas espécies coexistiriam, porque cada uma seria limitada por um recurso diferente.

Para testar essa hipótese, Tilman cultivou as duas espécies em separado e em conjunto, sob um intervalo de diferentes razões Si/P em recipientes laboratoriais, como mostrado na Figura 16.9. Quando cultivadas em separado, ambas foram capazes de sobreviver sob todas as razões Si/P. Entretanto, a *Cyclotella* dominou os recipientes ao serem cultivadas em conjunto em uma baixa razão Si/P de 0,6, enquanto a *Asterionella* dominou os recipientes quando foram cultivadas em uma alta razão Si/P de 455. Por outro lado, ao serem cultivadas em uma razão intermediária Si/P de 38, as duas espécies coexistiram e nenhuma tornou-se dominante. Esses foram os primeiros resultados para demonstrar que espécies competidoras conseguem coexistir se houver diversos recursos e cada espécie for limitada por um recurso diferente.

O resultado da competição pode ser alterado por condições abióticas, perturbações e interações com outras espécies

Considera-se o que ocorre quando duas espécies competem por recursos compartilhados. Entretanto, na natureza, a competição verifica-se no contexto de condições ambientais variáveis e com outros tipos de interações das espécies, incluindo predação e a herbivoria. Nesta seção, examinaremos como os resultados competitivos podem ser alterados por condições abióticas, perturbações e interações com outras espécies.

CONDIÇÕES ABIÓTICAS

A capacidade de persistir quando os recursos são escassos é importante para vencer uma situação de competição, mas ela pode ser superada pela capacidade de persistir sob condições abióticas rigorosas. Pode-se observar um exemplo disso em um estudo clássico de cracas, conduzido por Joseph Connell na Grã-Bretanha. As cracas iniciam seu ciclo de vida na forma de larvas que flutuam nas correntes oceânicas e, em seguida, estabelecem-se em espaços rochosos abertos de zonas entremarés costeiras. Elas passam o resto da vida como adultos sésseis, comumente vivendo em grupos densos, e alimentam-se do plâncton que filtram da água que as banha. O plâncton não é um recurso limitante, pois as cracas não conseguem reduzir significativamente a grande quantidade de plâncton que existe nas águas costeiras. Entretanto, elas geralmente são limitadas por espaços abertos nas rochas no *habitat* entremarés.

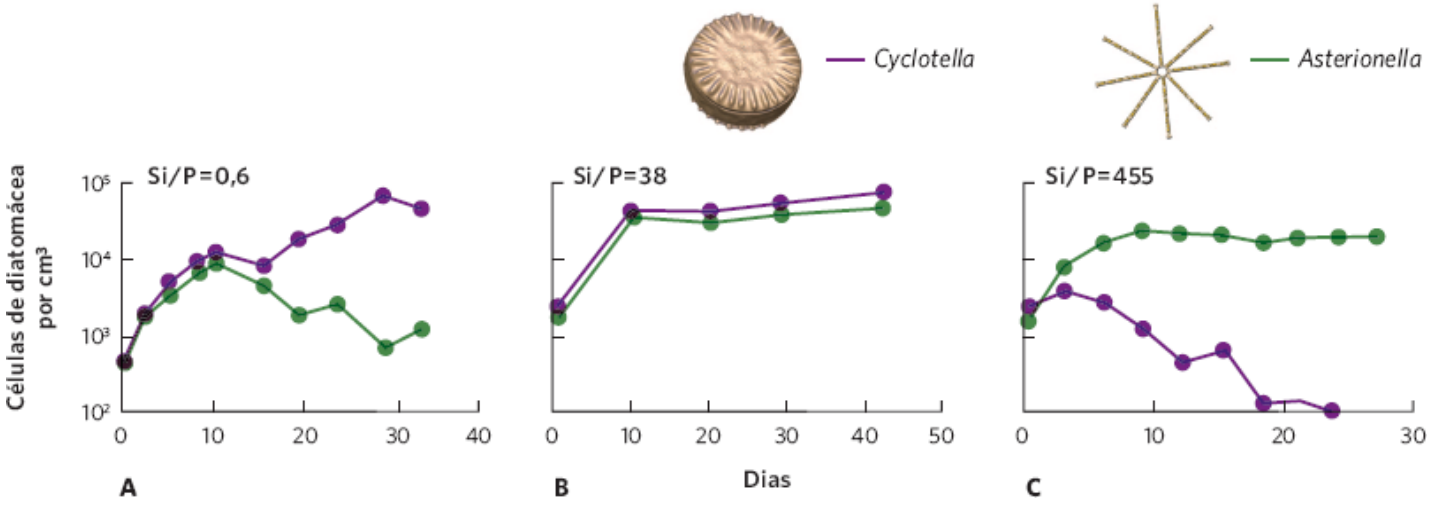


Figura 16.9 Espécies competindo por múltiplos recursos. No experimento, duas espécies de diatomáceas competem pelo silício e pelo fósforo. A *Cyclotella* é mais limitada por uma baixa abundância de fósforo, enquanto *Asterionella* por uma baixa abundância de silício. **A.** Quando cultivadas sob uma baixa razão Si/P, a *Cyclotella* domina a interação competitiva. **B.** Se cultivadas sob uma razão intermediária Si/P, nenhuma domina. Em vez disso, as duas espécies coexistem. **C.** Quando cultivadas sob uma alta razão Si/P, *Asterionella* domina a interação competitiva. (Dados de Tilman D. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology*. 1977; 58:338-48.)

Connell observou que as larvas de duas espécies de craca na costa da Escócia estavam amplamente distribuídas ao longo das zonas entremarés superior e inferior. Entretanto, as adultas encontravam-se distribuídas em duas zonas separadas, de acordo com a espécie; as "cracas-estreladas-de-poli" (*Chthamalus stellatus*) vivem na zona entremarés superior, enquanto as bolotas-do-mar (*Semibalanus balanoides*, anteriormente *Balanus balanoides*), na zona entremarés inferior. As duas espécies apresentam apenas uma pequena sobreposição em suas distribuições, como mostrado na Figura 16.10.

Para compreender o motivo dessa distribuição, Connell conduziu uma série de experimentos, nos quais removeu uma ou outra espécie. Ele descobriu que as "cracas-estreladas" conseguiam viver na zona entremarés superior porque são resistentes à desidratação, que ocorre durante períodos de maré baixa. Embora elas pudessem viver na zona entremarés inferior, a competição da bolota-do-mar evitava isso. A bolota-do-mar apresenta uma rápida taxa de crescimento e uma carapaça mais pesada do que a "craca-estrelada", o que possibilita à primeira expandir de tamanho, remover a "craca-estrelada" da rocha e assumir o espaço recentemente aberto. Connell descobriu isso quando ele removeu manualmente as bolotas-do-mar da parte inferior da zona entremarés e observou que as "cracas-estreladas" se movimentaram rapidamente para baixo e prosperaram. Entretanto, quando ele removeu a "craca-estrelada" das rochas na zona entremarés superior, as bolotas-do-mar não se deslocaram para cima, em virtude de elas não conseguirem sobreviver à desidratação que ocorre na zona superior. Em resumo, a distribuição das duas espécies é o resultado de uma compensação que muitas espécies contêm – a compensação entre a capacidade competitiva e a capacidade de tolerar um fator abiótico desafiador.

PERTURBAÇÕES

As interações competitivas entre as espécies também podem ser alteradas por perturbações. Por exemplo, no sudeste dos EUA, mais de 36 milhões de hectares de floresta chegaram a ser dominados por pinheiros de folhas longas (*Pinus palustris*) com um sub-bosque gramíneo muito aberto. Muitas das plantas que vivem nessa floresta dependem do fogo para persistir (Figura 16.11). De fato, algumas espécies, como a aristida (*Aristida beyrichiana*), somente conseguem reproduzir-se após um incêndio ter varrido a floresta. Durante todo o século 20, a ocorrência natural de incêndios de baixa intensidade frequentes foi suprimida em muitas partes da floresta de pinheiros de folhas longas, o que causou o aumento da quantidade de outras plantas de madeira e a superação das plantas adaptadas ao fogo. A eliminação dos incêndios alterou o resultado da

competição entre as plantas na floresta, pois possibilitou que competidores superiores anteriormente removidos pelos incêndios persistissem.

PREDAÇÃO E HERBIVORIA

O resultado da competição também pode ser alterado por predadores e herbívoros. Com frequência, observamos uma compensação entre a capacidade competitiva e a resistência aos predadores ou herbívoros; geralmente, as plantas mais competitivas são as mais suscetíveis aos herbívoros e os animais mais competitivos, aos predadores. Por exemplo, muitos animais são bons competidores porque se movimentam muito em busca de alimentos e apresentam altas taxas alimentares. Essa atividade, contudo, torna os animais muito evidentes para os predadores, e, como resultado, animais que são mais competitivos têm maior probabilidade de serem mortos por predadores.

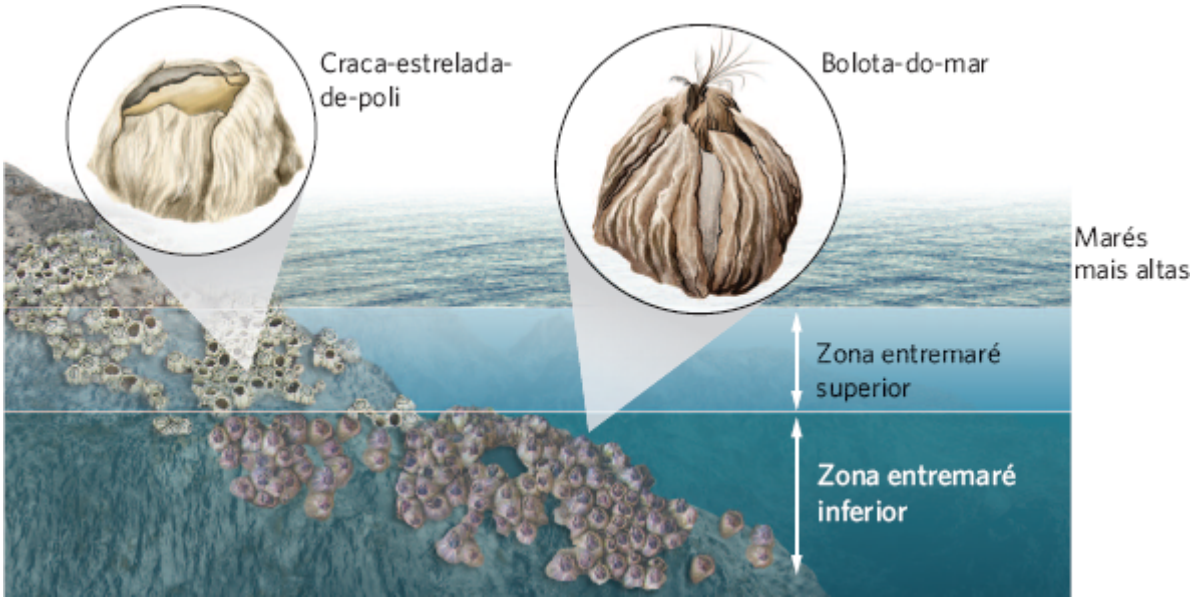


Figura 16.10 Competição entre cracas. Na Grã-Bretanha, a "craca-estrelada-de-poli" (em inglês, *Poli's stellate barnacles*; *Chthamalus stellatus*) vive na zona entremaré superior, porque ela é mais resistente à desidratação e não consegue competir com sucesso na zona inferior. Contrariamente, a bolota-do-mar vive na zona entremaré inferior, pois é o competidor superior, mas não é resistente ao ambiente desidratante da zona superior.

Figura 16.11 Incêndio em uma floresta de pinheiros de folhas longas. Incêndios de baixa intensidade frequentes, como esse na Orianne Indigo Snake Preserve, na Geórgia, têm sido uma característica importante das florestas de pinheiros de folhas longas. Embora o fogo não mate os pinheiros adultos, ele elimina muitas das espécies que competiriam com as plantas dependentes de incêndios. (Fotografia de Pete Oxford/DanitaDelimont.com.)

Os estudos de comunidades aquáticas mostraram que os predadores podem reverter o resultado da competição. Por exemplo, pesquisadores conduziram um experimento de competição com o uso de grandes tanques externos para simular lagos. Cada lago foi suprido com 200 girinos do sapo-pé-pá (*Scaphiopus holbrooki*), 300 girinos da "perereca-da-primavera" (em inglês, *spring peeper*; *Pseudacris crucifer*) e 300 girinos do sapo do sul (*Anaxyrus terrestris*). Após estabelecer uma série de tanques idênticos, cada um recebeu aleatoriamente um tratamento com zero, duas, quatro ou oito salamandras predadoras (*Notophtalmus viridescens*).

Na ausência de salamandras, a capacidade competitiva superior do sapo-pé-pá foi clara. Como representado na Figura 16.12, a sobrevivência foi alta para os girinos do sapo-pé-pá, moderada para os girinos do sapo do sul e baixa para os girinos da "perereca-da-primavera". Os girinos do sapo-pé-pá apresentaram uma alta sobrevivência, devido ao fato de serem muito ativos e consumirem rapidamente qualquer alga que esteja disponível. Por outro lado, os girinos do sapo do sul são razoavelmente menos ativos e os girinos da "perereca-da-primavera", muito inativos e, portanto, crescem lentamente. Quando as salamandras predadoras foram adicionadas, o resultado mudou dramaticamente. À medida que o número de salamandras aumentava, a sobrevivência dos girinos dos sapos-pé-pá diminuiu de modo abrupto e a sobrevivência dos sapos do sul caiu moderadamente, o que é consistente com os mais altos níveis de atividade do sapo do sul. Em comparação com o grupo controle, a adição de oito salamandras reduziu a sobrevivência dos sapos-pé-pá em 75% e causou a redução da sobrevivência dos girinos do sapo do sul em 32%. Entretanto, a sobrevivência das "pererecas-da-

primavera" cresceu 26%. Como as salamandras consumiam os competidores superiores, o resultado da competição entre as três espécies de girinos foi revertido.

Os herbívoros podem ter um efeito semelhante sobre a competição. Por exemplo, diversas espécies de vara-dourada dominam campos não cultivados por todo o nordeste dos EUA. Essas plantas podem crescer até mais de um metro de altura e produzir sombras sobre seus competidores mais baixos. Uma espécie de besouro (*Microrhopala vittata*) é especializada no consumo das varas-douradas. A cada 5 a 15 anos, a população de besouros alcança densidades muito altas, conhecidas como um surto de insetos, durante o qual os besouros consomem grandes quantidades das varas-douradas.

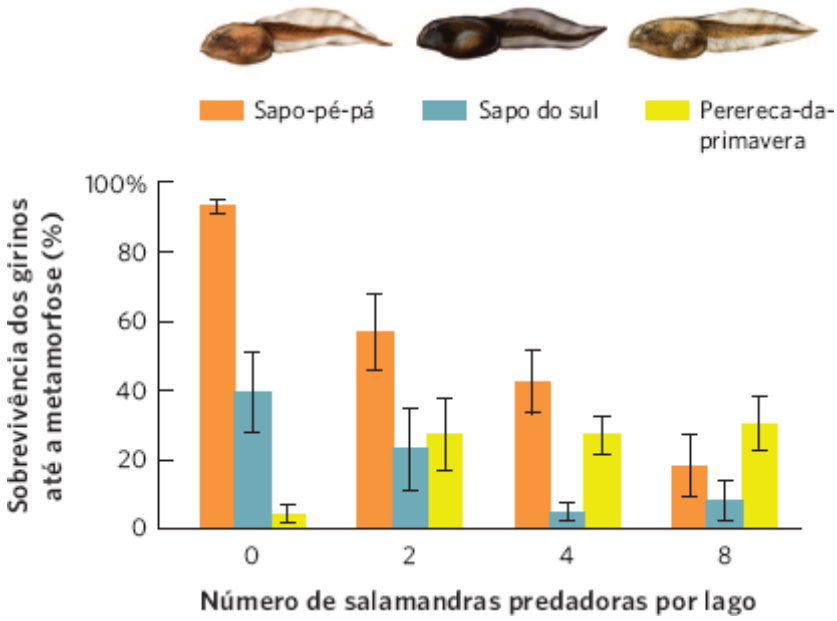


Figura 16.12 Alteração da competição com predadores. Na ausência de salamandras predadoras, os sapos-pé-pá e os sapos do sul sobrevivem melhor porque são competidores superiores. Com a inserção de salamandras predadoras, a sobrevivência das duas espécies de sapo diminui, enquanto a sobrevivência das "pererecas-da-primavera" aumenta. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Morin PJ. Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles. *Science*. 1981; 212:1284-6.)

Figura 16.13 Alteração da competição com herbívoros. Ao longo de um período de 10 anos, a parcela à direita foi borrifada com um inseticida para evitar que besouros consumissem as varas-douradas – as plantas altas, com flores amarelas – enquanto a parcela à esquerda não recebeu borrifos. A parcela não borrifada sofreu um surto de besouros, e isso reduziu muito a densidade e a altura das varas-douradas. Como resultado, muitas espécies de plantas que são competidores inferiores se tornaram mais numerosas. (Fotografia de W. Carson.)

Para determinar o impacto dos besouros sobre a comunidade de plantas, pesquisadores conduziram um experimento de longo prazo no qual algumas parcelas foram borrifadas com um inseticida para matar os besouros que consomem a vara-dourada, enquanto outras parcelas não receberam borrifos. Os resultados foram dramáticos (Figura 16.13). Nas parcelas borrifadas que continham poucos besouros herbívoros, as varas-douradas cresceram até ficarem altas e sombrear outras espécies de plantas. As varas-douradas dominaram a comunidade em virtude de sua capacidade competitiva superior. Nas parcelas não borrifadas, os besouros apresentaram um surto no meio do experimento, que reduziu significativamente a

abundância das varas-douradas. Além disso, as varas-douradas que permaneceram eram substancialmente mais baixas, de modo que produziram menos sombra sobre os competidores inferiores. Com menos varas-douradas grandes, os competidores inferiores tornaram-se muito mais abundantes. Depois de 10 anos, os pesquisadores confirmaram que o besouro era capaz de reverter o resultado da competição entre as plantas.

A competição pode ocorrer por meio de exploração ou interferência direta, ou pode ser uma competição aparente

A competição pode ser classificada de diversas maneiras. Observamos diversos exemplos de **competição exploratória**, na qual os indivíduos consomem e reduzem a abundância de um recurso até um ponto em que outros indivíduos não conseguem persistir. Por exemplo, roedores e formigas que competem por sementes no deserto apresentam competição exploratória. Por vezes, os competidores não consomem imediatamente os recursos, mas os defendem, um tipo de competição conhecida como **competição de interferência**. Enquanto a competição de interferência é uma interação direta de dois indivíduos, a competição exploratória é considerada uma competição indireta, porque opera por meio de um recurso. Finalmente, duas espécies podem parecer competir por um recurso compartilhado, mas de fato sofrem um efeito negativo da *competição aparente*. Nesta seção, exploraremos os conceitos de competição de interferência e competição aparente.

COMPETIÇÃO DE INTERFERÊNCIA | INTERAÇÕES AGRESSIVAS

As interações agressivas são uma forma eficaz de competição de interferência, que ocorre entre espécies de animais. Por exemplo, nos desertos do Novo México, duas espécies de formigas – as formigas-de-patas-longas (*Novomessor cockerelli*) e as formigas-coletadeiras-vermelhas (*Pogonomyrmex barbatus*) – competem por sementes e por quaisquer insetos que elas possam capturar e subjugar. Entretanto, as formigas-de-patas-longas têm um método único de competição. Cedo pela manhã, elas surgem de seus ninhos, encontram os ninhos das formigas-coletadeiras-vermelhas e bloqueiam as entradas do ninho com pedras e solo. Como pode ser observado na Figura 16.14, quando os pesquisadores examinaram os efeitos dessa agressão, observaram que as formigas-coletadeiras com entradas bloqueadas necessitavam de muitas horas para desbloquear seus ninhos antes que pudessem começar a buscar as sementes. Essa agressão direta das formigas-de-patas-longas possibilita que elas busquem alimentos pela manhã com competição mínima por parte das formigas-coletadeiras.

COMPETIÇÃO DE INTERFERÊNCIA | ALELOPATIA

Um outro tipo de interferência, conhecido como **alelopatia**, ocorre quando organismos utilizam substâncias químicas para prejudicar os seus competidores. Por exemplo, nogueiras-negras (*Juglans nigra*) produzem *juglone*, um composto orgânico aromático que inibe determinadas enzimas em outras plantas. O composto, encontrado em folhas, cascas, raízes e palhas de sementes da nogueira-negra, dificulta que a maioria das outras espécies de plantas germine e cresça sob uma nogueira.

Competição exploratória Competição na qual os indivíduos consomem e reduzem a abundância de um recurso até um ponto em que outros indivíduos não conseguem persistir.

Competição de interferência Quando os competidores não consomem imediatamente os recursos, mas os defendem.

Alelopatia Um tipo de interferência que ocorre quando organismos utilizam substâncias químicas para prejudicar seus competidores.

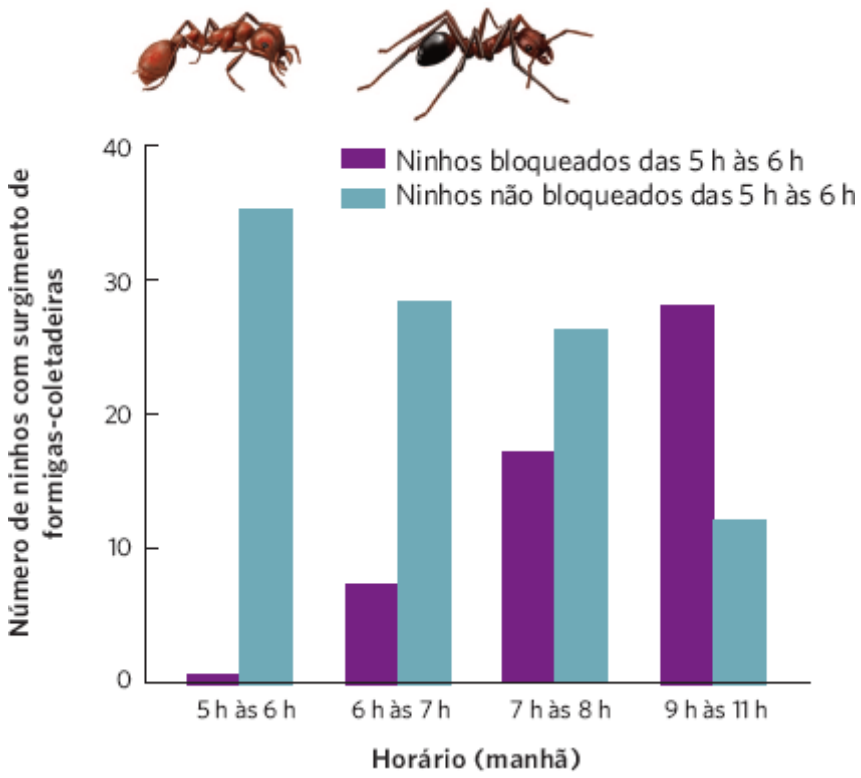


Figura 16.14 Competição de interferência em formigas. As formigas-coletadeiras-vermelhas e as formigas-de-patas-longas competem por sementes e insetos. Quando o ninho da formiga-coletadeira não está bloqueado pela formiga-de-patas-longas, uma grande quantidade de colônias surge às 6 h. Entretanto, se as entradas do ninho estiverem bloqueadas pela formiga-de-patas-longas, pode demorar diversas horas até que as formigas-coletadeiras liberem as aberturas e iniciem o forrageamento. (Dados de Gordon DM. Nest-plugging: interference competition in desert ants (*Novomessor cockerelli* and *Pogonomyrmex barbatus*). *Oecologia*. 1988; 75:114-8.)

A alelopatia também pode ser uma estratégia efetiva para plantas invasoras, que invadem e dominam uma comunidade. A planta de alagado, conhecida como junco comum (*Phragmites australis*), é encontrada em todo o mundo (Figura 16.15). Na América do Norte, algumas linhagens genéticas são nativas e outras linhagens foram introduzidas da Europa. Em locais como a região dos Grandes Lagos da América do Norte, a linhagem introduzida está propagando-se rapidamente e desalojou diversas outras espécies de plantas de alagado nativas. Durante muitos anos, pesquisadores formularam a hipótese de que o junco comum obtinha mais sucesso na propagação em virtude da alelopatia, mas não havia evidências disso. Em 2007, pesquisadores relataram que a raiz do junco comum produz uma substância química conhecida como *ácido gálico*, altamente tóxico para as raízes de muitas outras plantas. Ao danificar as raízes de outras espécies, o junco comum é capaz de comprometer o crescimento de seus competidores interespecíficos. Os pesquisadores também descobriram que as substâncias químicas produzidas pelas linhagens introduzidas do junco eram muito mais letais para algumas plantas do que as produzidas pela linhagem nativa, como mostrado na Figura 16.16. Esse resultado é consistente com a observação de que as linhagens introduzidas do junco são capazes de invadir um alagado e propagar-se muito mais rapidamente do que as nativas.

Figura 16.15 O junco comum. O junco comum, uma planta de alagado, pode ser encontrado em muitos locais ao redor do mundo, inclusive em um alagado costeiro em Somerset, na Inglaterra. Na América do Norte, algumas linhagens genéticas são nativas, enquanto outras foram introduzidas da Europa. (Fotografia de Martin Fowler/Alamy.)

A alelopatia nem sempre adota a forma de efeitos tóxicos sobre competidores interespecíficos. Na Austrália, por exemplo, pesquisadores formulam a hipótese de que óleos inflamáveis nas folhas de alguns eucaliptos possam ser uma adaptação para promover incêndios frequentes na serapilheira do solo da floresta, que mata plântulas de competidores.

A despeito do uso de interações agressivas diretas ou substâncias químicas alelopáticas pelos organismos, está claro que a competição de interferência pode ser um mecanismo importante na determinação da abundância e da distribuição das espécies.

COMPETIÇÃO APARENTE

Por todo este capítulo, definimos a competição como uma interação negativa entre dois indivíduos por um recurso limitado. Entretanto, por vezes duas espécies podem compartilhar um recurso e apresentar efeitos negativos uma sobre a outra sem competir por um recurso. Quando duas espécies têm um efeito negativo uma sobre a outra por meio de um inimigo – incluindo um predador, parasita ou herbívoro –, denominamos isso **competição aparente**. Como o próprio nome sugere, a competição aparente causa um resultado que parece ser uma competição, mas o mecanismo subjacente é diferente.

A competição aparente pode ser observada em uma diversidade de comunidades. Por exemplo, o faisão-de-coleira e a perdiz-cinzenta (*Perdix perdix*) vivem em muitos dos mesmos *habitats* no Reino Unido. Durante 50 anos, um grande declínio no número de perdizes-cinzentas foi atribuído ao aumento da agricultura, embora os pesquisadores suspeitassem que um nematódeo parasita (*Heterakis gallinarum*) também pudesse ter contribuído para tal cenário. Os faisões infectados sofrem poucos efeitos prejudiciais do parasita, mas as perdizes infectadas podem sofrer perda de peso, redução da fecundidade e morte.

Competição aparente Quando duas espécies têm um efeito negativo uma sobre a outra por meio de um inimigo – incluindo um predador, parasita ou herbívoro.

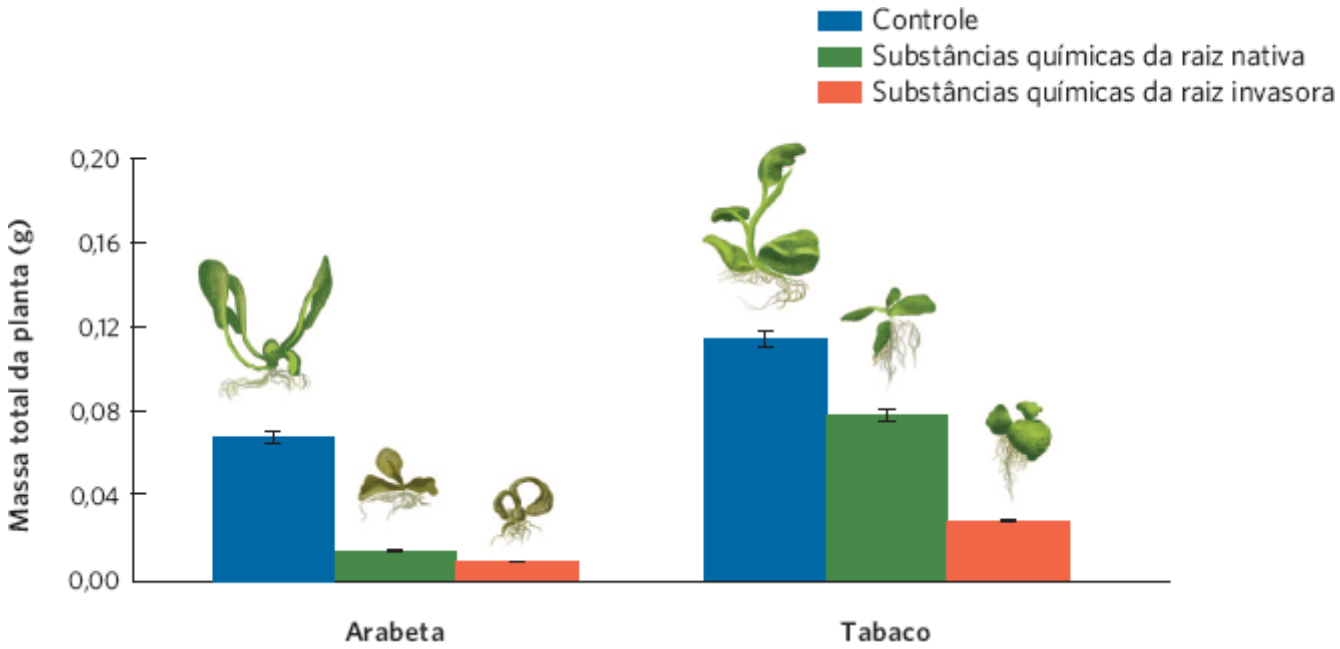


Figura 16.16 Alelopatia no junco comum. As substâncias químicas das raízes de linhagens nativas ou invasoras do junco comum foram extraídas e, em seguida, adicionadas a potes de arabeta ou plantas do tabaco. A adição das substâncias químicas das raízes causou o crescimento inadequado de ambas as espécies de plantas, em comparação ao controle. No caso da planta do tabaco, as substâncias químicas da linhagem invasora do junco inibiram o crescimento mais do que a linhagem nativa. As barras de erro são desvios padrão. (Dados de Rudrappa T *et al.* Root-secreted allelochemical in the noxious weed *Phragmites australis* deploys a reactive oxygen species response and microtubule assembly disruption to execute rhizotoxicity. *Journal of Chemical Ecology*. 2007; 33:1898-918.)

Para determinar a suscetibilidade de cada espécie à infecção pelos parasitas no ambiente, os pesquisadores possibilitaram que ambas as espécies de aves se alimentassem em recintos com ovos de parasitas espalhados pelo solo, ou em recintos sem os ovos. Depois de 50 dias de vida nos recintos sem a adição de ovos de parasita, eles observaram que ambas as espécies continham baixas infecções parasitárias, como mostrado na Figura 16.17. Entretanto, nos recintos que continham ovos de parasitas adicionados, os faisões infectaram-se em taxas que eram mais de 20 vezes mais altas do que a

taxa de infecção nas perdizes. Além disso, quando ambas as aves foram alimentadas com a mesma quantidade de ovos de nematódeo ao longo de um período de 100 dias, os faisões excretaram mais de 80 vezes mais ovos de nematódeos do que as perdizes. Os faisões podem carrear um número grande de parasitas sem serem prejudicados e excretar uma alta quantidade de parasitas que, subsequentemente, infectam e prejudicam as perdizes. A existência de faisões está associada a perdizes que ganham menos peso e têm uma baixa taxa de sobrevivência. A relação entre as aves parece ser a de competidores por um mesmo recurso, mas a causa real é um parasita compartilhado.

Há muitos exemplos de patógenos que causam competição aparente. Por exemplo, quando os europeus colonizaram outros continentes, em particular a América do Norte e do Sul, levaram consigo doenças como a varíola. Os europeus conseguiam tolerar muitas dessas enfermidades, porque tinham um longo histórico evolutivo de convivência com elas, mas os nativos americanos não continham esse histórico e as doenças introduzidas devastaram suas populações. Embora os europeus aparentassem causar competição, a redução da população nativa americana ocorreu principalmente visto que os europeus levaram novos patógenos para o hemisfério ocidental.

Em alguns casos, a competição aparente ocorre não em virtude de um inimigo compartilhado, mas em virtude de uma espécie facilitar o inimigo da outra. Por exemplo, na costa da Califórnia, diversas espécies de arbustos comumente tinham uma zona de solo nu ao seu redor, seguida por uma zona com diversas gramíneas (Figura 16.18A). Os pesquisadores inicialmente propuseram que o solo nu fosse causado por substâncias químicas alelopáticas produzidas pelos arbustos, o que fazia sentido, pois algumas das espécies de arbustos sabidamente produziam substâncias químicas que inibiam o crescimento de outras plantas quando as substâncias se encontravam em altas concentrações no solo. Entretanto, como nem todas as espécies de arbustos produziam essas substâncias, a hipótese de alelopatia não era muito bem sustentada.

Investigações adicionais descobriram que o que parecia ser o resultado de competição de interferência absolutamente não era uma competição. Por exemplo, quando os pesquisadores posicionaram sementes na zona nua e na grama, observaram que 86% delas haviam sido consumidas na zona nua, mas apenas 12% na grama. Quando estabeleceram pequenas armadilhas para mamíferos em ambas as áreas, capturaram 28 camundongos na zona nua, mas apenas um na grama. Finalmente, eles posicionaram dois tipos de gaiolas na zona nua: gaiolas abertas, as quais possibilitavam aos camundongos transitarem para dentro e para fora das gaiolas, e gaiolas fechadas, que excluíam os roedores. Um ano depois, ainda havia um pouco de vegetação nas abertas, mas quase 20 vezes mais nas fechadas, como mostrado na Figura 16.18B. Coletivamente, esses resultados revelam que, na zona nua, o que parecia ser o resultado de competição por alelopatia, realmente isto ocorria porque os arbustos atuavam como um local seguro para os camundongos e outros herbívoros que se alimentavam principalmente das plantas próximas aos arbustos.

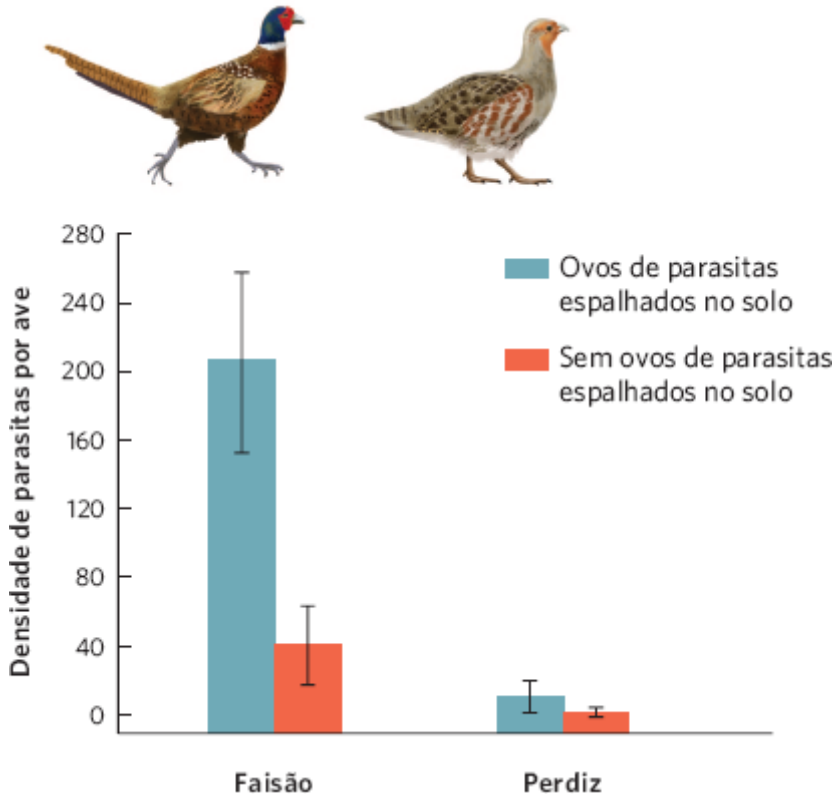
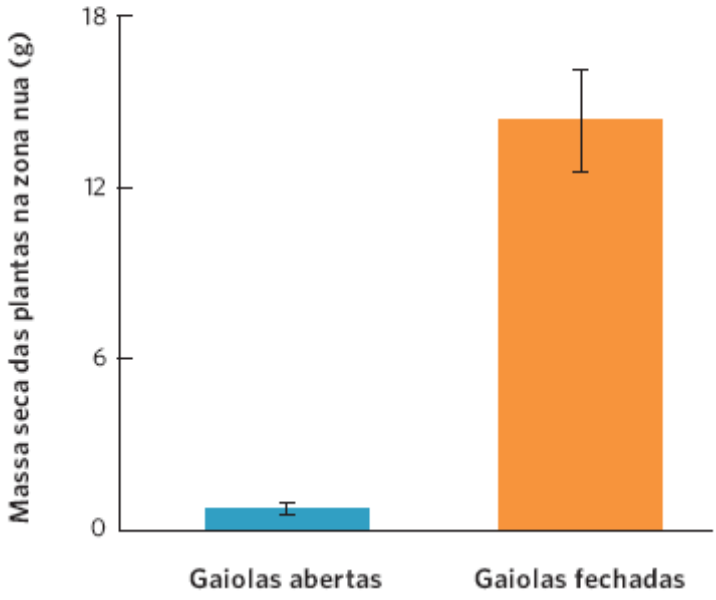


Figura 16.17 Competição aparente em faisões e perdizes. Faisões (à esquerda) e perdizes (à direita) foram mantidos em recintos sem ovos de parasitas, ou com ovos de nematódeos espalhados no solo. Na ausência de ovos de parasitas, algumas aves exibiram um nível baixo de infecção subjacente. Já com os ovos de parasitas no ambiente, os faisões apresentaram um

número muito mais alto desses indivíduos em seus corpos depois de 50 dias. Os faisões não são prejudicados por esses organismos, mas atuam como um importante reservatório de novos ovos deles, que excretam sobre o solo. As perdizes, as quais sofrem os efeitos prejudiciais do parasita, apresentaram um baixo número de parasitas e, portanto, excretaram poucos ovos destes no ambiente. A existência de faisões causa competição aparente, pois eles liberam grandes números de ovos de parasitas, o que leva a um declínio das perdizes. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Tompkins DM *et al*. The role of shared parasites in the exclusion of wildlife hosts: *Heterakis gallinarum* in the ring-necked pheasant and the grey partridge. *Journal of Animal Ecology*. 2000; 69:829-40.)

Neste capítulo, vimos que a competição pode ser uma força importante que afeta a distribuição e a abundância dos organismos. Essa competição pode ocorrer por exploração ou interferência e entre espécies distantemente aparentadas. Como veremos em "Ecologia hoje | Encontro da floresta nas samambaias", a compreensão sobre o papel da competição e como ela interage com a perturbação, a herbivoria e a competição aparente é importante para compreender como o mundo natural funciona, incluindo os biomas que fornecem aos humanos valiosos recursos naturais.

A



B

Figura 16.18 Competição aparente entre sálvia e gramíneas na Califórnia. **A.** Os pesquisadores inicialmente formularam a hipótese de que o solo nu em volta dos arbustos de sálvia-roxa (*Salvia leucophylla*) ocorria em razão de substâncias químicas alelopáticas que os arbustos produziam. Entretanto, pesquisas subsequentes descobriram que herbívoros utilizavam os arbustos como um refúgio e alimentavam-se apenas das gramas que se encontravam próximo da segurança do arbusto. Para demonstrar que o efeito ocorria em virtude de camundongos que se alimentavam das plantas ao redor dos arbustos de sálvia, os pesquisadores posicionaram gaiolas com laterais abertas e fechadas no solo nu, como mostrado aqui, em uma foto dos pesquisadores no Vale de Santa Ynez, na Califórnia, em 1968. **B.** Um ano depois, eles observaram quase 20 vezes mais vegetação crescendo nas gaiolas fechadas, o que confirmou que herbívoros estavam causando a zona nua de vegetação ao redor dos arbustos. As barras de erro são erros padrão. (Fotografia cortesia de Richard W. Halsey. Dados de Bartholomew B. Bare zone between California shrub and grassland communities: the role of animals. *Science*. 1970;170:1210-2.)

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Teste do qui-quadrado

Enquanto os pesquisadores na Califórnia tentavam determinar as causas da zona nua ao redor dos arbustos costeiros, eles capturaram 28 camundongos na zona nua próxima dos arbustos e um camundongo na grama. Embora essa seja uma diferença substancial, como sabemos se ela é estatisticamente significativa? No Capítulo 14, discutimos a importância do teste das hipóteses com o uso de um critério de $\alpha < 0,05$ para a significância estatística. No Capítulo 15, discutimos o teste das hipóteses com o uso de testes *t* quando temos estimativas da média e do desvio padrão. Entretanto, algumas vezes, nossos dados não contêm médias e desvios padrão, porém, em vez disto, são compostos por indivíduos que podem ser contados, como o número de camundongos na zona nua *versus* aqueles na grama.

Quando nossos dados consistem em contagens, podemos testar se são significativamente diferentes de uma distribuição esperada com o uso de um *teste do qui-quadrado*. **Teste do qui-quadrado** é um teste estatístico que determina se o número de eventos observados em diferentes classes difere de um número esperado de eventos, com base em uma hipótese específica. No caso dos camundongos, os pesquisadores coletaram amostras de ambos os *habitats* igualmente e capturaram um total de 29 camundongos de ambas as áreas. Se os camundongos não exibissem preferência de *habitat*, esperaríamos encontrar 14,5 camundongos na zona nua e 14,5 camundongos na grama. Como resultado, desejamos comparar estatisticamente a distribuição de camundongos observada – 28 camundongos na zona nua e um camundongo na grama – a uma distribuição uniforme entre os dois *habitats*. Agora que conhecemos a distribuição observada e a distribuição esperada com relação aos camundongos que não exibiram preferência, podemos criar uma pequena tabela e conduzir o teste do qui-quadrado.

	OBSERVADA	ESPERADA
Zona nua	28	14,5
Grama	1	14,5

Para calcular o valor de qui-quadrado, utilizamos uma equação que engloba nossos valores observados (*O*) e esperados (*E*) para calcular o valor de qui-quadrado (χ^2).

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^{n} \frac{(O_i - E_i)^2}{(E_i)}$$

$$\chi^2 = \frac{(28 - 14{,}5)^2 + (1 - 14{,}5)^2}{14{,}5}$$

$$\chi^2 = 25{,}1$$

Assim como no teste *t* realizado no Capítulo 15, precisamos comparar nosso valor calculado a uma tabela de valores para determinar se a nossa distribuição observada é significativamente diferente da esperada. A primeira etapa naquele processo é determinar os graus de liberdade:

graus de liberdade = (número de classesobservadas – 1) = (2 – 1) = 1

Desse modo, podemos examinar a tabela do qui-quadrado fornecida nas tabelas estatísticas no apêndice. Usando aquelas tabelas, podemos comparar nosso valor calculado (25,1) ao valor de qui-quadrado crítico quando temos 1 grau de liberdade e fazemos $\alpha = 0,05$. Nesse caso, o valor de qui-quadrado crítico é 3,841. Como nosso valor calculado é maior que o valor crítico, podemos concluir que a distribuição de camundongos observada difere significativamente de uma distribuição igual de camundongos entre os dois *habitats*.

EXERCÍCIO Com o uso de um teste do qui-quadrado, determine se uma distribuição observada de 12 camundongos na zona nua e oito camundongos na grama difere significativamente de uma distribuição esperada de 10 camundongos na zona nua e 10 camundongos na grama.

Teste do qui-quadrado Teste estatístico que determina se o número de eventos observados em diferentes classes difere de um número esperado de eventos, com base em uma hipótese específica.

ECOLOGIA HOJE | **CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS**

ENCONTRO DA FLORESTA NAS SAMAMBAIAS

Uma floresta temperada madura acarpetada por samambaias-com-aroma-de-feno. A densa camada de samambaias está associada a uma baixa quantidade de plântulas, como evidenciado pela ausência de crescimento de pequenas árvores no sub-bosque desta floresta no Parque Nacional de Shenandoah, na Virgínia. (Fotografia de Greg Dale/National Geographic Stock.)

Em florestas por todo o mundo, árvores adultas produzem filhotes que podem tornar-se a próxima geração de árvores. Esta próxima geração estará disponível para sustentar as outras espécies que vivem na floresta e para usos humanos, como madeira e papel. Durante um longo período, pensava-se que a composição das árvores na próxima geração seria determinada pela composição das plântulas produzidas por árvores adultas, capacidade de cada espécie de tolerar a sombra enquanto plântula e a quantidade de sombra existente. Por exemplo, como as plântulas de álamos-tremedor (*Populus tremuloides*) não toleram a sombra das árvores adultas, elas regeneram-se apenas quando existem grandes aberturas na floresta, que possibilitam altas quantidades de luz solar. Por outro lado, plântulas de faias-americanas são altamente tolerantes à sombra e conseguem crescer em florestas até mesmo sob uma densa copa de folhas. Embora esses processos sejam determinantes para a composição da próxima geração da floresta, podem ser superados por processos que promovem o denso crescimento de uma única espécie de planta que domina o sub-bosque.

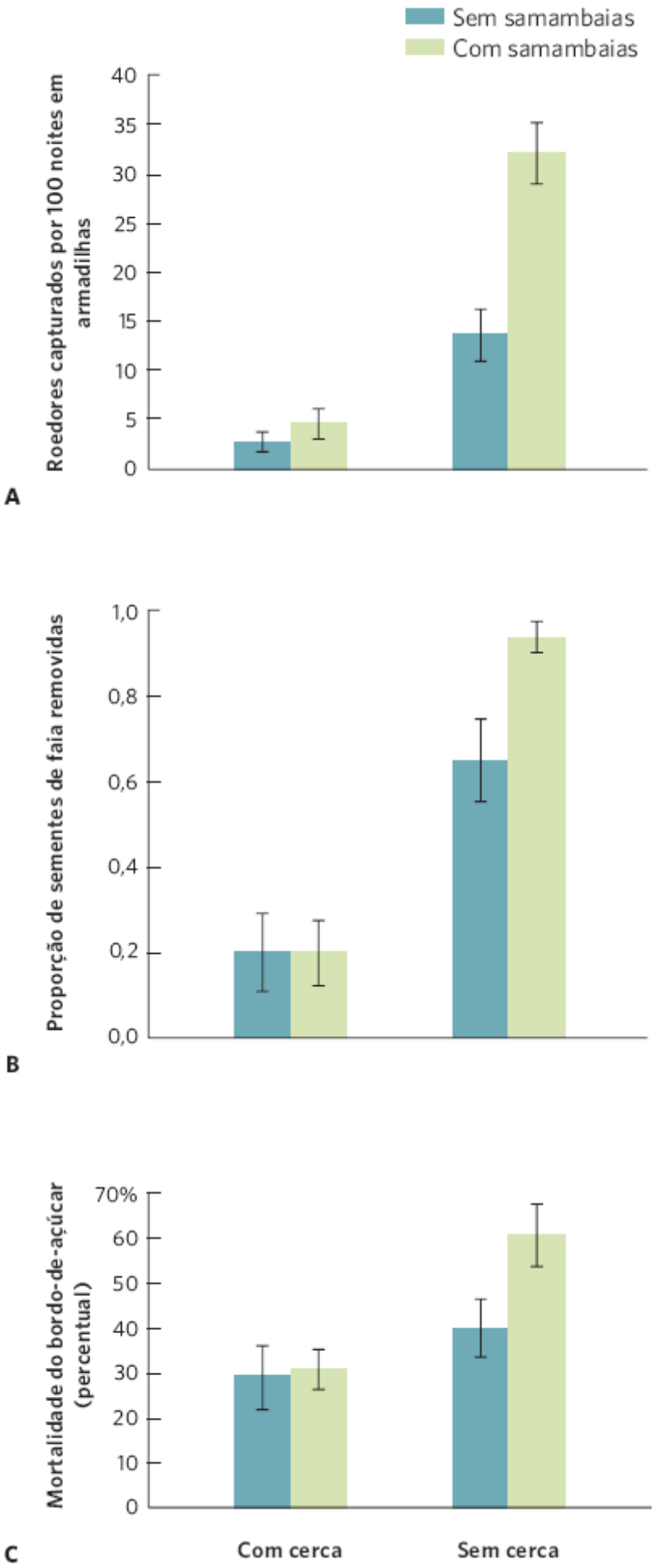
Um excelente exemplo desse fenômeno ocorreu nas florestas da Pensilvânia central. Historicamente, essas florestas tinham diversas espécies de árvores na copa superior e uma variedade de árvores mais jovens no sub-bosque, mas, ao longo das décadas, à medida que as florestas foram derrubadas, ocorreu uma abundância no crescimento de plantas. Além disso, os predadores de topo, como leões-da-montanha e lobos, foram removidos, o que possibilitou um aumento dramático na população de veados-de-cauda-branca. Os veados consumiram grandes quantidades de plântulas, mas não uma planta impalatável conhecida como "samambaia-com-aroma-de-feno (*Dennstaedtia punctilobula*). Embora essa samambaia historicamente constituísse menos de 3% da vegetação de sub-bosque, atualmente é a planta dominante em mais de um terço das florestas da Pensilvânia. Poucas plântulas podem surgir da densa camada de samambaias, de modo que existem muitas árvores grandes na copa da floresta, mas poucas árvores jovens para atuar como a próxima geração.

Durante muitos anos, reflorestadores formularam a hipótese de que as samambaias estivessem causando exclusão ao lançar grandes quantidades de sombra sobre as sementes e as plântulas. Acreditava-se que as samambaias impedissem a germinação e o crescimento das sementes e plântulas ao consumir quase toda a luz e, assim, torná-la um recurso limitante. A competição como um mecanismo entre essas espécies distantemente aparentadas era completamente consistente com o baixo número de plântulas de árvores que emergiam da camada de samambaias. Entretanto, uma explicação alternativa era que a camada de samambaias proporcionava um refúgio atraente para os roedores contra falcões e corujas predadores e que esses roedores estavam consumindo as sementes das árvores e as plântulas.

Em 2008, pesquisadores relataram os resultados de um experimento para determinar qual destas duas hipóteses estava correta: se o efeito negativo das samambaias era causado por meio da competição pelos recursos, ou por meio da competição aparente pela facilitação dos roedores. Eles começaram selecionando parcelas de samambaias dentro de uma floresta, cada uma com uma área de 4 m^2. Para cada parcela, os pesquisadores cercaram os roedores no exterior, ou deixaram que os roedores vagassem pela parcela, e removeram as samambaias, ou as deixaram no local. Após conduzirem as quatro manipulações diferentes, os pesquisadores começaram a coletar dados ao examinar primeiramente quantos roedores foram capturados em cada tipo de parcela. As espécies de roedores mais comuns eram rato-

veadeiro, tâmias e ratos-do-campo-de-costas-vermelhas (*Clethrionomys gapperi*). Como é possível notar na parte (A) do gráfico, os roedores raramente entraram nas parcelas cercadas, independentemente da cobertura das samambaias. Entretanto, os roedores foram capturados com frequência nas parcelas não cercadas e mais que o dobro deles foram apanhados quando as samambaias permaneceram no local. Ao adicionarem sementes de faia às parcelas, os pesquisadores descobriram que apenas uma pequena porcentagem de sementes foi removida nas parcelas cercadas – independentemente da cobertura pelas samambaias –, como mostrado na parte (B) do gráfico. Entretanto, uma grande porcentagem de sementes foi removida nas parcelas não cercadas, mais ainda das samambaias do local. Resultados similares foram observados quanto a muitas outras espécies de sementes, incluindo cereja-negra (*Prunus serotina*) e bordo-de-açúcar (*Acer saccharum*). Finalmente, quando os pesquisadores retiram as plântulas do bordo-de-açúcar, observaram baixa mortalidade nas parcelas cercadas – independentemente da remoção das samambaias –, como mostrado na parte (C) do gráfico. Entretanto, nas parcelas não cercadas, a mortalidade das plântulas foi mais alta, mas apenas com as samambaias já existentes. Esses resultados confirmaram que o efeito primário das samambaias sobre as plântulas de árvores não era um competidor pela luz, mas, em vez disto, elas atuavam como um refúgio para roedores, que ingeriam as sementes e as plântulas de faia, cereja-negra e bordo-de-açúcar. Este era claramente um caso de competição aparente.

Um resultado diferente ocorreu quando os pesquisadores examinaram o bordo-vermelho (*Acer rubrum*). Embora a predação das sementes tenha ocorrido com mais frequência no bordo-vermelho quando havia samambaias, muitas sementes de bordo-vermelho estavam no chão da floresta. Nas parcelas não cercadas, as samambaias causaram a germinação de menos plântulas de bordo-vermelho. Entretanto, as samambaias apresentaram o mesmo efeito nas parcelas cercadas, indicando que o efeito geral das samambaias sobre o bordo-vermelho não ocorreu em virtude de predação das sementes, mas da competição por recursos.



Competição aparente das samambaias em uma floresta. Para determinar se o efeito das samambaias ocorria em virtude de competição ou competição aparente, os pesquisadores utilizaram a colocação de cercas para excluir roedores e manipularam a presença de samambaias. **A.** Armadilhas capturaram muito poucos roedores dentro das parcelas cercadas, contudo, muito mais nas parcelas não cercadas, especialmente quando havia samambaias. **B.** Poucas sementes de faia foram removidas das parcelas cercadas, mas muitas das parcelas não cercadas, especialmente com samambaias. **C.** De modo similar, as plântulas de bordo-de-açúcar sofreram baixas taxas de mortalidade nas parcelas cercadas, porém altas taxas nas parcelas não cercadas, nas quais existiam samambaias. As barras de erro são os erros padrão. (Dados de

Royo A, Carson WC. Direct and indirect effects of a dense understory on tree seedling recruitment in temperate forests: Habitat-mediated predation versus competition. *Canadian Journal of Forest Research*. 2008; 38:1634-45.)

Os resultados confirmaram que, embora os efeitos das samambaias sobre o bordo-vermelho ocorressem em razão da competição por recursos, os efeitos das samambaias sobre a faia americana, a cereja-negra e o bordo-de-açúcar verificaram-se devido à competição aparente mediada pela proteção dos roedores pelas samambaias. Esses resultados confirmam que tanto a competição quanto a competição aparente podem desempenhar funções substanciais na determinação das espécies que comporão a próxima geração de uma floresta e, portanto, determinar a diversidade das espécies e as futuras espécies que estarão disponíveis para colheita.

Fontes: Royo A, Carson WC. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research.* 2006; 36:1345-62.
Royo A, Carson WC. Direct and indirect effects of a dense understory on tree seedling recruitment in temperate forests: Habitat-mediated predation *versus* competition. *Canadian Journal of Forest Research*. 2008; 38:1634-45.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A competição ocorre quando os indivíduos têm recursos limitados.** A competição pode ser intraespecífica ou interespecífica e dá-se quando existe um recurso limitado. Os recursos podem ser renováveis ou não renováveis e ser produzidos no ecossistema ou fora dele. A lei do mínimo de Liebig estabelece que uma população aumentará até que o recurso mais limitante impeça o crescimento adicional, embora, atualmente, reconheçamos que diferentes recursos podem apresentar efeitos interativos sobre o crescimento populacional. O princípio da exclusão competitiva estabelece que duas espécies não conseguem coexistir indefinidamente quando ambas são limitadas pelo mesmo recurso.

■ **A teoria da competição é uma extensão dos modelos de crescimento logístico.** Os modelos mais simples consideram a competição por um único recurso e consideram as isóclinas de crescimento populacional zero de duas espécies competidoras. Com o uso destes modelos, podemos fazer previsões a respeito das condições sob as quais duas espécies podem vencer um resultado competitivo ou coexistir. Sob a situação mais realista de diversos recursos limitantes, pode haver a coexistência de diversas espécies de competidores quando cada espécie é limitada por um recurso diferente.

■ **O resultado da competição pode ser alterado por condições abióticas, perturbações e interações com outras espécies.** Se uma espécie for competitivamente superior, mas não tolerar condições abióticas extremas, ela não será capaz de dominar áreas que apresentam as referidas condições. De modo similar, espécies competitivamente superiores que não conseguem persistir com perturbações frequentes, como incêndios, não podem vir a dominar os competidores inferiores. Da mesma maneira, competidores superiores mais vulneráveis a herbívoros ou predadores não conseguem superar competidores inferiores, porque são preferencialmente prejudicados ou mortos.

■ **A competição pode ocorrer por meio de exploração ou interferência direta, ou ser de uma competição aparente.** A competição exploratória ocorre quando uma espécie consome um recurso suficientemente para que outra não consiga mais persistir. Contrariamente, a competição de interferência verifica-se quando uma espécie defende um recurso e evita que outros indivíduos consumam-no. A competição de interferência inclui interações agressivas entre as espécies e alelopatia. Algumas vezes, as espécies parecem estar competindo, pois a existência de uma espécie exerce um efeito negativo sobre a população da outra. Em casos de competição aparente, o mecanismo subjacente não é a competição, mas outro tipo de interação, como a predação, a herbivoria ou o parasitismo.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Qual é a diferença entre recursos renováveis e não renováveis?

2. Como a lei do mínimo de Liebig explica os limites no crescimento de uma população?

3. Se duas espécies necessitam do mesmo recurso limitante, o que você preveria a respeito da sua capacidade de coexistir?

4. Por que as taxas de crescimento populacional são zero quando duas espécies estão em equilíbrio?

5. Explique por que os ecólogos preveem que espécies proximamente aparentadas sofrerão uma competição mais intensa do que as distantemente aparentadas.

6. Compare e confronte a competição exploratória e a competição de interferência.

7. Explique o conceito dos "coeficientes de competição" que são utilizados nas equações de competição de Lotka-Volterra.

8. Por que a alelopatia é considerada uma forma de competição de interferência?

9. Sob quais condições duas espécies que competem por dois recursos podem coexistir?

10. Explique a diferença entre competição e competição aparente.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | COMPETIÇÃO POR UM RECURSO COMPARTILHADO

Como vimos neste capítulo, podemos compreender o resultado da competição entre duas espécies por um recurso comum se soubermos algo a respeito da capacidade de suporte e dos coeficientes de competição de cada espécie. Com o uso dos dados a seguir, trace o gráfico das isóclinas de crescimento populacional nulo para cada espécie.

Espécie 1: $K_1 = 100$, $\alpha = 0{,}4$

Espécie 2: $K_2 = 50$, $\beta = 0{,}3$

Com base no seu gráfico, qual é o resultado previsto da competição entre essas duas espécies?

CAPÍTULO 17

Mutualismo

O "caranguejo-trepador-estriado-vermelho". Nos recifes de águas rasas ao largo da costa da Carolina do Norte, os "caranguejos-estriados-vermelhos" removem as macroalgas em volta dos corais. Os corais proporcionam aos caranguejos um local para viver e uma fonte de alimentos. (Fotografia de Azure Computer & Photo Services/Animals Animals/Earth Scenes.)

A Vida dos Caranguejos

A vida como um pequeno caranguejo tem os seus desafios. Existe uma necessidade contínua de encontrar almoço e, ao mesmo tempo, evitar tornar-se o almoço de outro indivíduo. Consideremos o "caranguejo-trepador-estriado-vermelho" (em inglês, *red-ridged clinging crab*; *Mithrax forceps*), que alcança um tamanho adulto de apenas 2,5 cm. O "caranguejo-trepador-estriado-vermelho" vive nos recifes da costa da Carolina do Norte e passa grande parte do seu tempo entre os muitos ramos do "coral-arbusto-marfim" (em inglês, *ivory bush coral*; *Oculina arbuscula*), onde se esconde dos predadores. Pesquisadores descobriram que a sobrevivência desse caranguejo é muito mais alta nas áreas com aquele coral do que em áreas sem ele.

Entretanto, o "coral-arbusto-marfim" é um competidor fraco nos recifes de águas rasas. As macroalgas crescem muito rápido e asfixiam o coral. Como discutimos no Capítulo 2, os corais são animais que têm uma relação mutualista com pequenas algas, conhecidas como zooxantelas, as quais vivem no seu interior. Quando são sombreados pelas macroalgas,

as zooxantelas não conseguem fotossintetizar, e ambos, corais e zooxantelas, morrem. Dessa maneira, como os corais, e, portanto, os caranguejos, persistem nos recifes?

> **"Os caranguejos ajudam os corais reduzindo a competição com as macroalgas, enquanto os corais assistem os caranguejos proporcionando locais seguros para eles se esconderem dos predadores."**

Felizmente para o coral, o "caranguejo-trepador-estriado-vermelho" apara e elimina qualquer alga marinha que tente estabelecer-se perto do coral. Ele é capaz de alimentar-se de todas as espécies de algas marinhas de águas rasas, até mesmo aquelas com defesas químicas que repelem muitas espécies de peixes de recifes. Para confirmar a importância do caranguejo para o coral, pesquisadores removeram os caranguejos das áreas com corais e descobriram que a taxa de mortalidade entre os corais aumentou quatro vezes. Em resumo, os caranguejos ajudam os corais reduzindo competição com as macroalgas, enquanto os corais assistem os caranguejos proporcionando locais seguros para eles se esconderem dos predadores.

Para determinar se os corais oferecem aos caranguejos algo mais do que um local útil para esconder-se, pesquisadores deram-lhes uma escolha entre viver nos ramos de corais vivos ou corais mortos. Os caranguejos esmagadoramente escolheram os corais vivos, pois, como os pesquisadores descobriram, esses animais alimentam-se de uma camada de muco dos corais que existe apenas em corais vivos. Esse muco fornece um alimento de alto teor energético para os caranguejos.

Os pesquisadores também descobriram que a relação mutualista entre os caranguejos e os corais foi alterada em recifes de águas profundas, onde menos luz e temperaturas mais frias causam o crescimento mais lento das macroalgas. Além disso, uma das espécies comuns de macroalgas no recife de águas profundas não é palatável para os caranguejos. Como resultado, os caranguejos não oferecem qualquer benefício para os corais, mas ainda os utilizam para proteção e também podem consumir o muco com alto teor energético do coral. Isso significa que a interação mutuamente benéfica nos recifes rasos é alterada para um benefício unilateral nos recifes profundos.

A interação dos caranguejos e dos corais ilustra como as espécies normalmente dependem umas das outras para existir na natureza, além do fato de uma dependência mútua poder ser alterada sob diferentes condições ambientais. Neste capítulo, observaremos uma ampla variedade de modos nos quais as espécies dependem umas das outras para melhorar o crescimento, a sobrevivência e a reprodução.

Fontes: Stachowicz JJ, Hay ME. Mutualism and coral persistence: the role of herbivore resistance to algal chemical defense. *Ecology*. 1999; 80:2085-101.
Bracken MES *et al*. Whole-community mutualism: associated invertebrates facilitate a dominant habitat-forming seaweed. *Ecology*. 2007; 88:2211-19.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- Os mutualismos podem melhorar a aquisição de água, nutrientes e locais para viver.
- Os mutualismos podem auxiliar na defesa contra inimigos.
- Os mutualismos podem facilitar a polinização e a dispersão de sementes.
- Os mutualismos podem ser alterados quando as condições mudam.
- Os mutualismos podem afetar as comunidades.

▶ No Capítulo 1, definimos mutualismo como uma interação positiva entre duas espécies, na qual cada uma recebe benefícios que apenas a outra pode proporcionar. Os mutualismos são comuns na natureza: os corais vivem com suas algas simbióticas, os caranguejos auxiliam os corais ao remover as macroalgas competidoras e, como verificamos no Capítulo 10, as formigas-cortadeiras cultivam um fungo. Neste capítulo, veremos como as espécies evoluíram para participar em interações mutualistas para uma ampla diversidade de benefícios. Algumas espécies beneficiam-se ao obter recursos, enquanto outras são favorecidas ao encontrar um local para viver, auxiliar na defesa e ajudar na polinização ou dispersão de sementes. Quando consideramos as relações mutualistas, é tentador pensar que cada espécie está tentando ajudar a outra. Entretanto, ao lembrarmo-nos de nossa revisão sobre a seleção natural no Capítulo 1, a seleção favorece qualquer estratégia que aumente a aptidão do indivíduo. Independentemente do benefício específico, existem exigências para a evolução de interações mutualistas e condições sob as quais essa relação positiva pode ser alterada para uma neutra ou negativa. Finalmente, estamos interessados nos mutualismos não apenas por eles serem uma interação comum na natureza, mas porque podem afetar a abundância das populações, a distribuição das espécies, a diversidade das comunidades e o funcionamento dos ecossistemas.

Os mutualismos podem melhorar a aquisição de água, nutrientes e locais para viver

Podemos classificar os mutualismos de diversos modos. Por exemplo, alguns mutualistas são **generalistas**, quando uma espécie interage com muitas outras. Já os **especialistas** caracterizam uma espécie que interage somente com outra ou poucas espécies proximamente aparentadas. Quando duas espécies proporcionam benefícios de aptidão uma à outra, e necessitam uma da outra para sobreviver, chamamos isso de **mutualistas obrigatórios**. Vimos um exemplo disso no Capítulo 1, quando discutimos sobre os vermes tubulares e as bactérias quimiossintéticas que vivem juntos perto das chaminés hidrotérmicas do oceano profundo. Os vermes tubulares proporcionam um local para as bactérias viverem e as bactérias, alimento para os vermes tubulares; nenhuma das duas espécies pode sobreviver sem a outra. Por outro lado, os **mutualistas facultativos** proporcionam benefícios de aptidão um ao outro, mas a interação não é crítica para a sobrevivência de qualquer uma das espécies. Por exemplo, um grupo de pequenos insetos, conhecido como pulgões, suga a seiva das plantas e produz uma gotícula rica em carboidratos, que é consumida por diversas espécies de formigas. As formigas ganham uma fonte de alimento e, em troca, protegem os pulgões dos predadores. Embora ambos os grupos se beneficiem, esse é um mutualismo facultativo, porque cada um consegue sobreviver sem o outro. Um mutualismo entre duas espécies pode ser composto por dois mutualistas obrigatórios, um obrigatório e um facultativo, ou dois facultativos.

Generalista Espécie que interage com muitas outras espécies.

Especialista Espécie que interage somente com outra espécie, ou poucas espécies proximamente aparentadas.

Mutualistas obrigatórios Duas espécies que proporcionam benefícios de aptidão uma à outra e necessitam uma da outra para sobreviver.

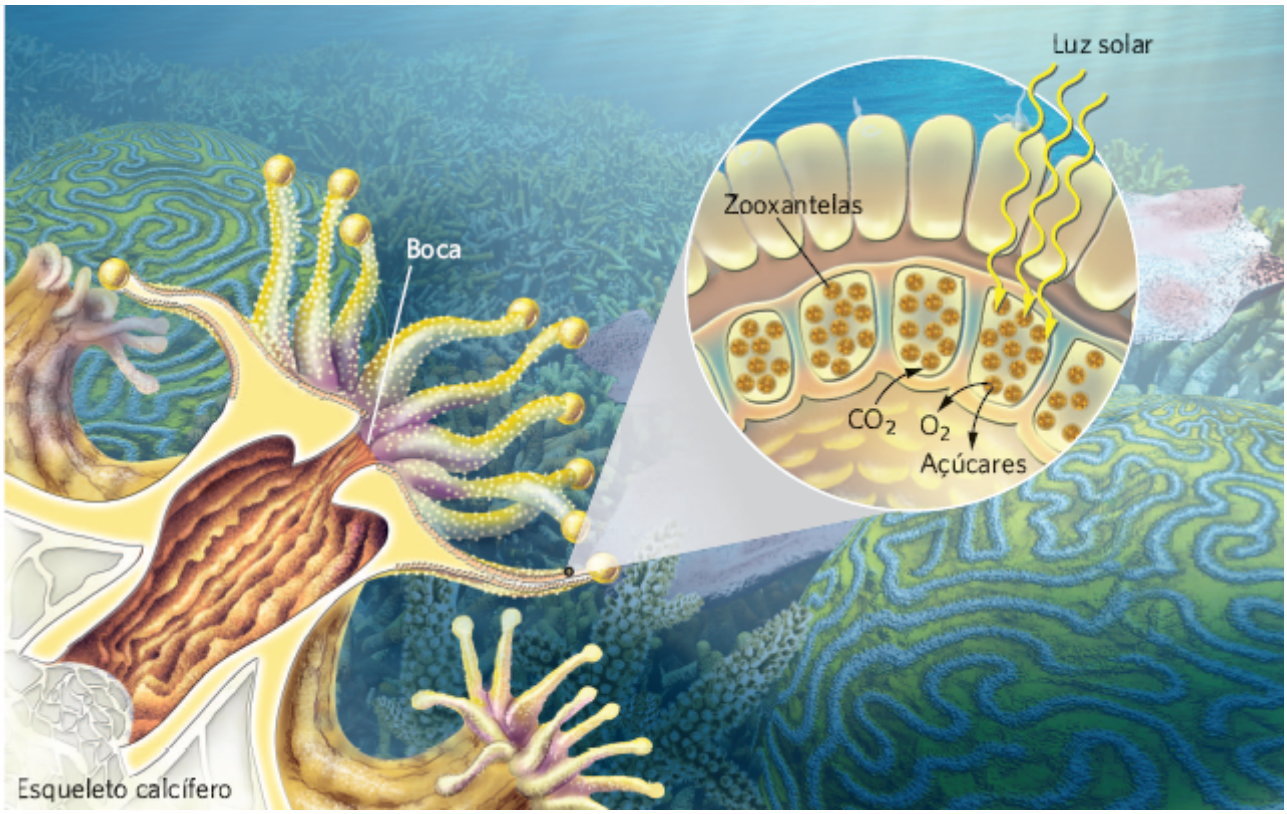


Figura 17.1 Mutualismo entre corais e zooxantelas. Um coral captura o alimento com seus tentáculos, que contêm células picantes, e puxa-o para dentro de sua boca. As algas zooxantelas vivem ao longo da superfície dos tentáculos de um coral, na qual obtêm luz solar para a fotossíntese. Os corais proporcionam um local para as algas viverem e emitem CO_2, que as algas utilizam na fotossíntese. À medida que as algas fotossintetizam, proporcionam açúcares e O_2, os quais são consumidos pelos corais.

Uma das funções mais comuns dos mutualismos é ajudar as espécies a adquirir os recursos que necessitam, como água, nutrientes e um local para viver. Nos capítulos anteriores, discutimos alguns poucos exemplos desses mutualismos. No Capítulo 1, vimos que os liquens são compostos por um fungo que vive com células de algas verdes ou cianobactérias (ver Figura 1.13). Esse fungo proporciona às algas água, CO_2 da respiração fúngica e nutrientes, e, em troca, as algas fornecem ao fungo carboidratos da fotossíntese. De modo similar, no Capítulo 2, discutimos como os corais proporcionam um lar para as algas fotossintéticas conhecidas como zooxantelas. Como se pode observar na Figura 17.1, o coral captura partículas de alimentos com seus tentáculos e, durante a digestão, emite CO_2, que as algas utilizam no processo de

fotossíntese. As algas, em seguida, produzem açúcares e O_2, uma parte dos quais pode ser consumida pelo coral. Outros animais também incorporam algas simbióticas em seus corpos. De maneira semelhante, no Capítulo 2, discutimos como os ovos de salamandras-pintadas incorporam algas nos tecidos do embrião. Analogamente, quando a lesma-do-mar verde (*Elysia chlorotica*) consome algas, ela armazena os cloroplastos das algas em seus tecidos e, assim, obtém a maior parte de sua energia da fotossíntese (Figura 17.2). Nesta seção, revisaremos como diversas espécies de plantas, animais, fungos e bactérias interagem em mutualismos para obter água, nutrientes e locais para viver.

Mutualistas facultativos Duas espécies que proporcionam benefícios de aptidão uma à outra, mas a interação não é crítica para a sobrevivência de ambas.

Figura 17.2 Lesma-do-mar verde. Quando a lesma eclode de um ovo, ela é marrom. Entretanto, à medida que começa a alimentar-se de algas, armazena os cloroplastos das algas nos próprios tecidos. Dessa maneira, acumula um grande número de cloroplastos, seu corpo torna-se verde e é capaz de adquirir a maior parte da sua energia pela fotossíntese, em vez de pela herbivoria. (Fotografia de Nicholas E. Curtis e Ray Martinez, University of South Florida.)

OBTENÇÃO DE RECURSOS EM PLANTAS

Embora as plantas obtenham água e minerais do solo de seus sistemas radiculares, os ecólogos aprenderam que muitas delas também dependem de mutualismos com fungos e bactérias para auxiliá-las na obtenção dos nutrientes.

Plantas e fungos

Os fungos que circundam as raízes das plantas e auxiliam-nas na obtenção de água e minerais são conhecidos como **fungos micorrizais**. A rede de hifas fúngicas fornece às plantas minerais, como nitrogênio e fósforo, e a água do solo adjacente. As plantas oferecem aos fungos os açúcares produzidos pela fotossíntese. Como os fungos podem elevar a quantidade de minerais obtida pelas plantas, eles são capazes de aumentar a tolerância delas ao estresse da seca e do sal. Além disso, podem ajudá-las a combater infecções de patógenos. Esse mutualismo é valioso para muitas espécies de plantas, até mesmo as que os humanos utilizam para alimento e materiais.

Os fungos micorrizais podem ser divididos em *fungos endomicorrizais* ou *ectomicorrizais*. Os **fungos endomicorrizais**, ilustrados na Figura 17.3A, são caracterizados por filamentos hifais que se estendem até longe e para dentro do solo e penetram nas células da raiz entre a parede celular e a membrana celular. Uma espécie fúngica comumente consegue infectar diversas espécies de plantas. Existem diversos tipos de fungos endomicorrizais. O tipo mais comum é o **fungo micorrizal arbuscular**, o qual constitui um grupo de micorrizos que infecta um enorme número de plantas, incluindo gramas e macieiras, pereiras e pés de café. Os arbúsculos são estruturas hifais ramificadas encontradas dentro das células das plantas e que ajudam o fungo a fornecer nutrientes para a planta.

Fungos micorrizais Fungos que circundam as raízes das plantas e auxiliam-nas na obtenção de água e minerais.

Fungos endomicorrizais Fungos caracterizados por filamentos hifais que se estendem até longe e para dentro do solo, e penetram nas células da raiz entre a parede celular e a membrana celular.

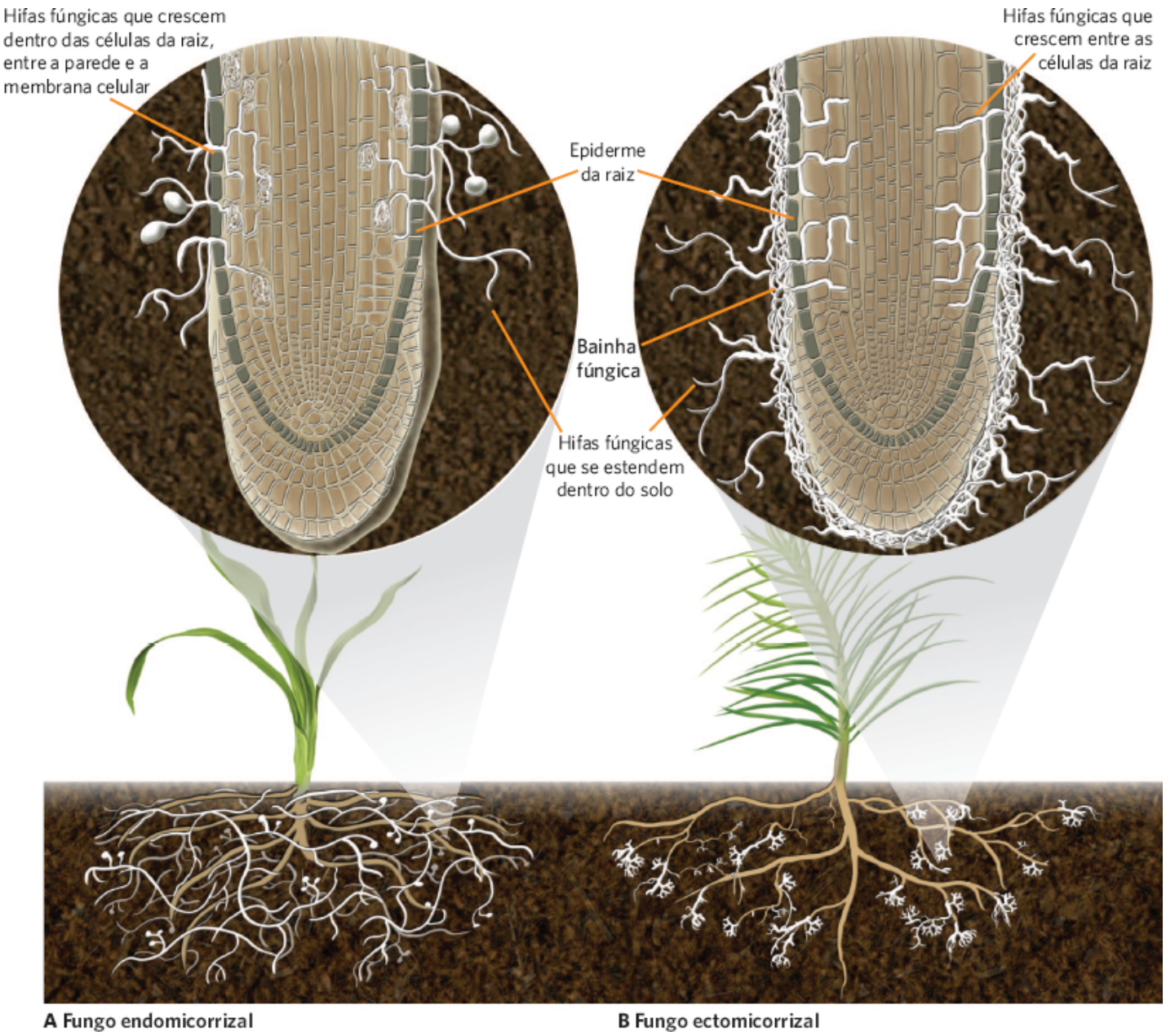


Figura 17.3 Fungos micorrizais. Os fungos micorrizais podem ser classificados como endomicorrizais ou ectomicorrizais. **A.** Os fungos endomicorrizais têm hifas que penetram nas células da raiz das plantas e residem entre a parede e a membrana celular. **B.** Os fungos ectomicorrizais apresentam hifas que não penetram nas células da raiz, e sim crescem entre as células da raiz das plantas.

Os **fungos ectomicorrizais**, ilustrados na Figura 17.3B, são caracterizados por hifas que circundam as raízes das plantas e entram entre as células das raízes, mas raramente nas células. Atualmente, sabe-se que esses fungos vivem apenas em relações mutualistas com árvores e arbustos. As espécies de fungos ectomicorrizais também tendem a formar relações mutualistas com menos espécies de plantas do que os fungos endomicorrizais.

A relação mutualista entre as plantas e os fungos micorrizais remonta há mais de 450 Ma,* até o tempo em que as plantas evoluíram pela primeira vez para viver na terra. Essa interação ancestral entre as plantas e os fungos provavelmente explica por que tantas espécies modernas de plantas e fungos continuam a interagir como mutualistas. Pesquisadores, atualmente, estimam que o mutualismo entre as plantas e os fungos envolva mais de 6.000 espécies de fungos micorrizais e 200.000 espécies de plantas, o que corresponde a aproximadamente dois terços de todas as espécies de plantas.

Plantas e bactérias

Em alguns casos, as interações mutualistas entre plantas e bactérias convertem formas inúteis dos minerais em formas úteis. Um dos exemplos mais conhecidos é o grupo de bactérias do gênero *Rhizobium*, que vivem em uma relação

mutualista com diversas espécies de leguminosas, incluindo plantações importantes, como feijões, ervilhas (*Pisum sativum*) e alfafa (*Medicago sativa*). Quando os legumes detectam bactérias *Rhizobium* no solo, ou quando as bactérias penetram na planta por uma abertura na raiz, a planta desenvolve pequenos nódulos que as envolvem nas raízes e proporciona-lhes um local para viver (Figura 17.4). As plantas também disponibilizam às bactérias os produtos da fotossíntese. Em troca, as bactérias realizam algo que a planta não consegue fazer: elas convertem o nitrogênio atmosférico – tipo de nitrogênio que as plantas não podem usar – em amônia, uma forma que as plantas conseguem utilizar prontamente. Esse mutualismo pode ser bastante valioso para as plantas, especialmente em áreas de baixa fertilidade do solo. Discutiremos esse fenômeno com mais detalhes no Capítulo 21.

AQUISIÇÃO DE RECURSOS EM ANIMAIS

Os animais também utilizam diversos organismos para auxiliá-los na obtenção de alimento e *habitat*. Essas interações variam desde protozoários que vivem em animais, até mutualismos entre animais.

Figura 17.4 Nódulos radiculares que contêm as bactérias *Rhizobium*. Leguminosas, como esse feijoeiro, podem entrar em uma relação mutualista com as bactérias *Rhizobium*. A planta fornece à bactéria os açúcares da fotossíntese e um nódulo radicular no qual as bactérias podem crescer. Em troca disso, as bactérias convertem o nitrogênio atmosférico em amônia, uma forma de nitrogênio que a planta consegue utilizar. (Fotografia de Nigel Cattlin/Science Source.)

Animais e protozoários

Os cupins são um grupo de insetos que consomem madeira, que é difícil digerir porque é composta principalmente por lignina e celulose. Para auxiliar nesse esforço, as espécies de protozoários que são capazes de consumir lignina e celulose vivem nos intestinos dos cupins. Os protozoários recebem um lar no intestino do cupim, com uma fonte constante de alimentos da madeira que o cupim consome e, em troca disso, este recebe os nutrientes dos produtos residuais da digestão do protozoário. Muitos outros animais também contêm microrganismos em seu sistema digestório. Os humanos, por exemplo, hospedam centenas de espécies de microrganismos – bactérias, fungos e protozoários – que aparentam ser bastante benéficos. De fato, o sistema digestório de uma pessoa contém 10 vezes mais células bacterianas – de mais de 500 espécies – do que o número total de células no próprio corpo.

Mutualismos entre animais

Os mutualismos para a aquisição de recursos também é possível entre duas espécies de animais. Um exemplo fascinante ocorre entre humanos e uma ave conhecida como a grande "guia-do-mel" (*Indicator indicator*). Durante séculos, populações na África têm consumido o mel produzido pelas abelhas, mas localizar as colmeias é um desafio. Embora o grande guia-do-mel aprecie consumir larvas e cera de abelhas, ele tem dificuldade em penetrar nas colmeias. As populações

locais e o guia-do-mel obtêm, ambos, recursos ao trabalhar em conjunto. Ao longo do tempo, as pessoas aprenderam a utilizar chamados para atrair a atenção da ave e, em seguida, acompanhá-la até a colmeia. Ao longo do caminho, ela interrompe o voo para empoleirar nas árvores próximas. À medida que chega mais próximo da colmeia, voa por distâncias mais curtas e empoleira-se mais abaixo nas árvores, como mostrado na Figura 17.5. As populações locais aprenderam a interpretar o comportamento da ave e a seguem até a colmeia. Quando a encontram, retiram o mel e deixam pedaços do favo de mel com cera e larvas de abelha sobre o solo para que o guia-do-mel consuma. Acredita-se que o guia-do-mel originalmente possa ter desenvolvido esse comportamento como um mutualismo com outros mamíferos que consomem mel, como o ratel (*Mellivora capensis*).

Fungos micorrizais arbusculares Tipo de fungos endomicorrizais que infecta um enorme número de plantas, incluindo macieiras, pereiras, pés de café e gramíneas.

Fungos ectomicorrizais Fungos caracterizados por hifas que circundam as raízes das plantas e entram entre as células das raízes, mas raramente nas células.

Alguns animais proporcionam um *habitat* para outros em troca de benefícios recíprocos. Por exemplo, os camarões alfeídeos vivem no oceano e têm uma visão muito ruim. Eles escavam a areia e permitem que um grupo de peixes conhecidos como *gobies* dividam suas tocas. Contrariamente aos camarões, os *gobies* apresentam uma excelente visão e são capazes de enxergar predadores de camarões. Em troca por receber uma toca, o *goby* aceita que o camarão permaneça em contato próximo e posicione uma antena sobre ele quando deixa a toca. Se o *goby* visualiza um predador, ele adverte o camarão com uma contração, que detecta o sinal por meio da sua antena e dirige-se de volta à toca para proteção (Figura 17.6).

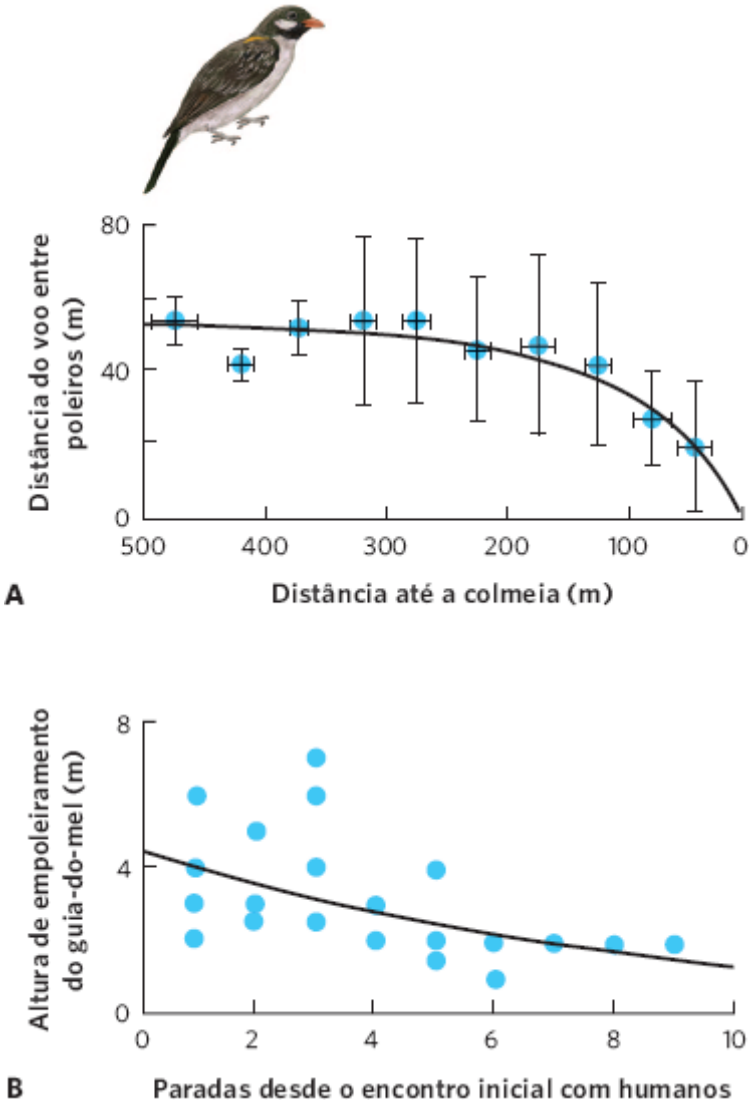


Figura 17.5 Grande guia-do-mel. Quando o grande guia-do-mel leva os humanos ou outros mamíferos consumidores de mel até uma colmeia, a ave beneficia-se ao consumir as colmeias descartadas que contêm cera e larvas de abelha. Os humanos aprenderam que, conforme o grande guia-do-mel aproxima-se de uma colmeia, (**A**) voa por distâncias mais curtas entre as paradas e, (**B**) a cada parada, empoleira-se mais abaixo nas árvores. As barras de erro são desvios padrão. (Dados de Isack HA, Reyer H-U. Honeyguides and honey gatherers: interspecific communication in a symbiotic relationship. *Science* 1989; 243:1343-6.)

Figura 17.6 Mutualista de habitat. O camarão alfeídeo (*Alpheus randalli*) cava uma toca, que compartilha com um peixe conhecido como o *goby* de listras rosa (*Amblyeleotris aurora*) nas águas da Indonésia. Em troca desse *habitat*, o *goby* permite que o camarão posicione uma antena sobre o seu corpo, de modo que o camarão consegue sentir a contração do *goby* quando este visualiza um predador que se aproxima. (Fotografia de Jim Greenfield/imagequestmarine.com.)

Os mutualismos podem auxiliar na defesa contra inimigos

Como vimos com o camarão alfeídeo, os mutualismos podem aumentar a capacidade de uma espécie defender-se contra os inimigos. Para obter uma defesa de um parceiro mutualista, um organismo deve proporcionar algum tipo de benefício em troca. Nesta seção, examinaremos uma diversidade de modos que os mutualismos desenvolveram para beneficiar ambas as espécies, as que estão sendo defendidas e as que proporcionam a defesa.

DEFESA DAS PLANTAS

As plantas estão envolvidas em uma diversidade de mutualismos que ajudam na sua defesa contra os inimigos. Dois exemplos bem conhecidos são os mutualismos entre as formigas e os pés de acácia e entre fungos e plantas.

As árvores da acácia são encontradas em florestas tropicais por todo o mundo; elas enfrentam diversos herbívoros e numerosos competidores, incluindo as videiras, que tentam envolver-se ao redor dos ramos das acácias. Na América Central, os pés de acácia comumente são habitados por formigas do gênero *Pseudomyrmex*, que patrulham constantemente os ramos da árvore. Os pés de acácia têm grandes espinhos com centros pulposos, os quais as formigas escavam e convertem em ninhos. As árvores também contêm nectários, produtores do néctar que as formigas consomem (Figura 17.7A). Em troca disso, essas formigas mordem e picam quaisquer herbívoros – desde pequenos insetos até grandes mamíferos – que tentem consumir as folhas. As formigas também eliminam as plantas que tentam crescer próximo de seus lares, mastigando-as até que elas morram (Figura 17.7B).

Em um estudo clássico, Dan Janzen comparou os pés de acácia com formigas vivendo neles com os pés dos quais removeu as formigas. Como é possível ver na Figura 17.8A, ele descobriu que as árvores com formigas apresentavam uma porcentagem mais baixa de insetos herbívoros do que as árvores das quais as formigas haviam sido removidas. Além disso, as árvores com formigas cresceram até tornarem-se 14 vezes mais pesadas do que as sem formigas. Quando Janzen monitorou as árvores ao longo de um período de 10 meses, ele descobriu que as árvores com formigas tinham taxas de sobrevivência muito mais altas do que as sem formigas, como mostrado na Figura 17.8B. Em resumo, Janzen demonstrou que as formigas são críticas para a sobrevivência e o crescimento dos pés de acácia.

Mais recentemente, pesquisadores descobriram que o mutualismo de formigas e acácias apresenta benefícios adicionais. Em 2010, pesquisadores relataram que as substâncias químicas nos nectários contêm diversas proteínas com propriedades antibacterianas. Para determinar se as formigas ajudavam na distribuição destas substâncias químicas sobre as folhas, os

pesquisadores utilizaram dois conjuntos de árvores: um grupo contava com formigas e, no outro grupo, as formigas foram removidas por 2 semanas. Os pesquisadores também examinaram o efeito de uma espécie de formiga que atuava como um mutualista (*Pseudomyrmex ferrugineus*) e outra espécie que não atuava (*Pseudomyrmex gracilis*). Os resultados do experimento podem ser visualizados na Figura 17.9. Quando havia *P. ferrugineus*, as folhas das plantas estavam quase livres de bactérias, porém, quando se verificava *P. gracilis*, não houve redução significativa nas bactérias. Os pesquisadores ainda não sabem como a *P. ferrugineus* causa uma redução nas bactérias das folhas, mas, pelo visto, é provável que a *P. ferrugineus* esteja distribuindo uma parte do néctar antibacteriano às folhas, enquanto a *P. gracilis* não. Esses resultados demonstraram que as formigas em uma relação mutualista com as árvores não apenas defendem a árvore contra herbívoros e competidores, mas aparentemente também a defendem das bactérias que agem como patógenos.

Algumas plantas defendem-se dos herbívoros por meio de mutualismos com fungos conhecidos como **fungos endofíticos**, que vivem dentro dos tecidos das plantas. Esses fungos produzem substâncias químicas que repelem insetos herbívoros e também proporcionam resistência contra as secas por conta do aumento da concentração de minerais nos tecidos das plantas, o que eleva a capacidade de a planta absorver e reter a água do solo. Em troca disso, a planta fornece aos fungos os produtos da fotossíntese. Embora os fungos endofíticos possam ser benéficos para as plantas, algumas das substâncias químicas que produzem podem ser bastante danosas aos herbívoros dos quais os humanos dependem. Por exemplo, quando a gramínea conhecida como festuca-alta (*Festuca arundinacea*) contém fungos endofíticos, os fungos produzem substâncias químicas que são altamente tóxicas para o gado, ovelhas, cabras e cavalos. Atualmente, pesquisadores estão trabalhando para identificar cepas alternativas de fungos que possam oferecer a defesa contra insetos herbívoros e resistência contra a seca sem a toxicidade para os animais de criação.

Fungos endofíticos Fungos que vivem dentro dos tecidos de uma planta.

Figura 17.7 Mutualismo entre formigas e pés de acácia. **A.** Os pés de acácia, como essa acácia de espinhos dilatados no Panamá, têm grandes espinhos marrons, que as formigas conseguem escavar para construir ninhos, nos quais podem criar suas larvas. As plantas também têm nectários verdes, que fornecem néctar para as formigas consumirem. Em troca desses benefícios, as formigas atacam tanto os herbívoros que tentam alimentar-se do pé de acácia quanto as videiras e outras plantas que crescem próximo ao pé de acácia. **B.** Como as formigas atacam as plantas invasoras, os pés de acácia com formigas são tipicamente circundados por solo nu. (Fotografias de Alexander Wild.)

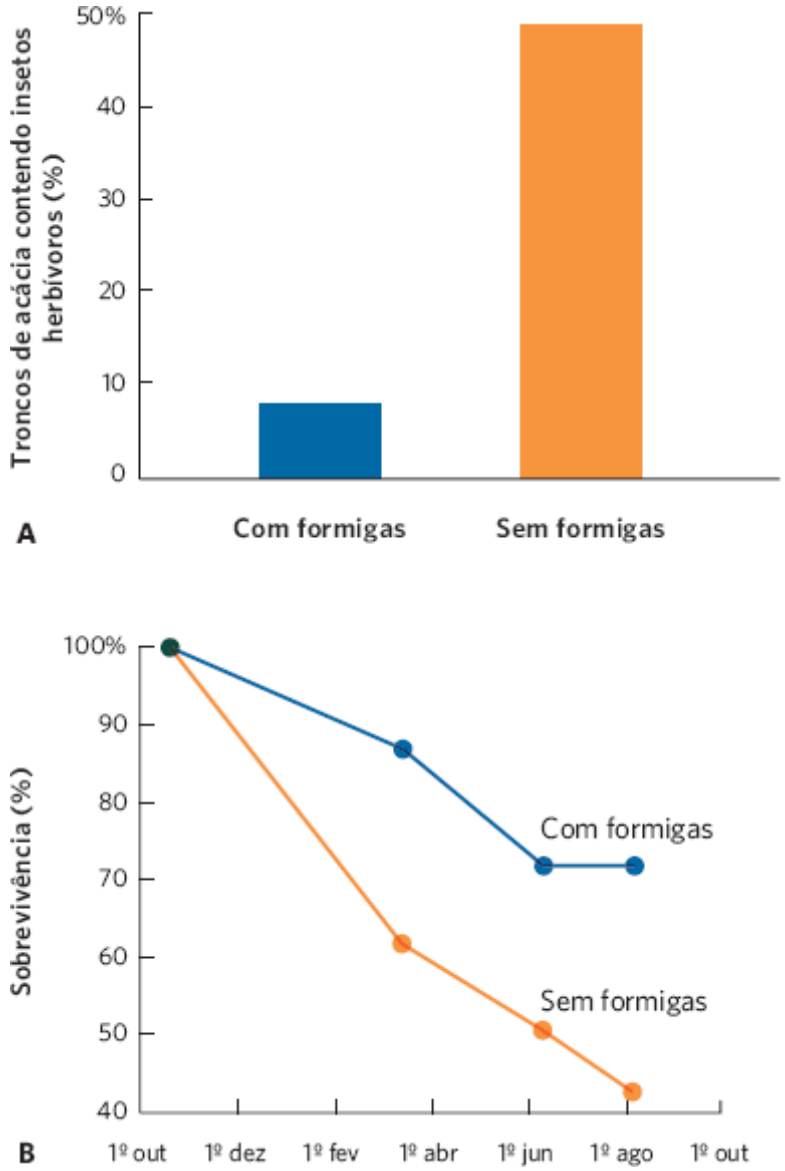


Figura 17.8 O efeito das formigas sobre os pés de acácia. **A.** Quando as formigas foram removidas dos pés de acácia, as árvores apresentaram um grande aumento no número de insetos herbívoros que se alimentam delas. **B.** Como resultado, a remoção das formigas causou uma sobrevivência muito mais baixa dos pés de acácia. (Dados de Janzen DH. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*. 1966; 20:249-75.)

DEFESA ANIMAL

Os animais também participam em mutualismos que ajudam na sua defesa. Um exemplo excelente ocorre em um grupo de peixes conhecidos como bodião-limpador. Esses pequenos peixes passam a vida consumindo ectoparasitas que se encontram aderidos a outros peixes muito maiores (Figura 17.10). À medida que o bodião-limpador se aproxima, o peixe maior abre a boca e infla as guelras para possibilitar o acesso aos muitos parasitas que estão aderidos ao seu corpo. O número de parasitas removido pode ser significativo; um único bodião-limpador é capaz de consumir mais de 1.200 parasitas por dia. O pequeno bodião-limpador beneficia-se de uma grande fonte de alimentos e o peixe maior, de ter menos parasitas.

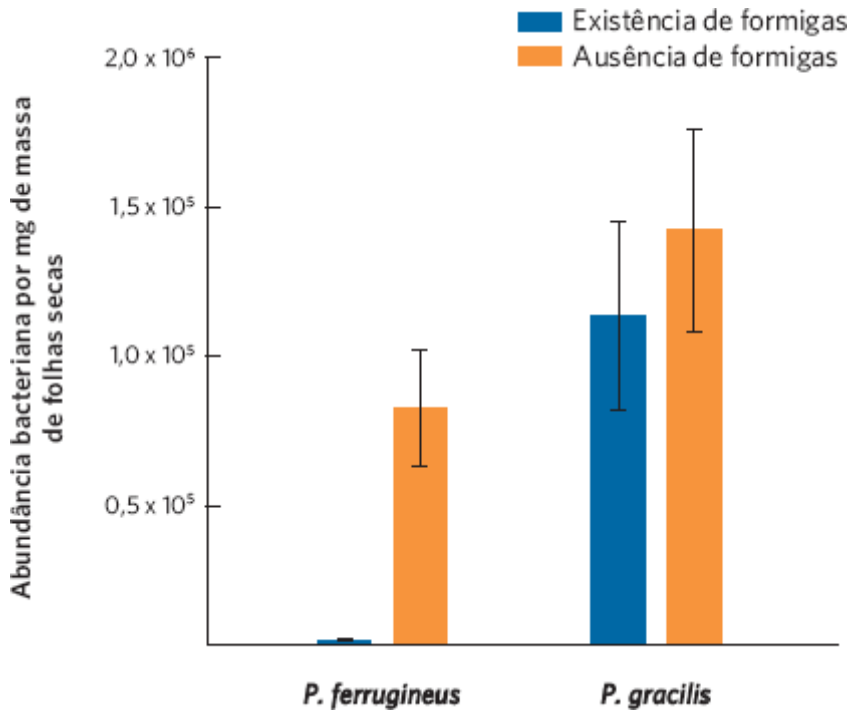


Figura 17.9 Redução nas bactérias por formigas mutualistas. A formiga mutualista (*P. ferrugineus*) causa uma grande redução na abundância de bactérias sobre as folhas da acácia. Contrariamente, uma formiga não mutualista (*P. gracilis*) não apresenta efeitos sobre a abundância bacteriana. As barras de erro são erros padrão. (Dados de González M, Heil M. *Pseudomyrmex* ants and *Acacia* host plants join efforts to protect their mutualism from microbial threats. *Plant Signaling and Behavior*. 2010; 5:890-2.)

Figura 17.10 Bodião-limpador. O pequeno bodião-limpador, *Labroides dimidiatus*, remove grandes números de ectoparasitas de peixes muito maiores, como esse (em inglês, *rosy goatfish*) "peixe-cabra-rosado" (*Parupeneus rubescens*) no mar Vermelho. O bodião-limpador beneficia-se de uma fonte alimentar confiável, enquanto o peixe maior é favorecido pela redução do número de parasitas. (Fotografia de Georgette Douwma/naturepl.com.)

Uma situação semelhante existe para os grandes animais terrestres da África. Duas espécies de aves, a búfaga-de-bico-vermelho (*Buphagus erythrorhynchus*) e a búfaga-de-bico-amarelo (*B. africanus*), empoleiram-se sobre as costas dos animais pastadores, como rinocerontes e antílopes (Figura 17.11). Enquanto estão empoleiradas sobre as costas dos animais pastadores, as aves consomem os carrapatos que se encontram aderidos aos mamíferos. Entretanto, como elas também bicam os ferimentos causados pelos carrapatos, cientistas ponderaram se as aves eram mutualistas ou parasitas. Se as búfagas atuassem primariamente como mutualistas, as suas preferências por determinadas espécies de mamíferos pastadores deveriam estar relacionadas com o número de carrapatos transportados por cada espécie. Por outro lado, se as aves atuassem primariamente como parasitas que procuram bicar a carne dos mamíferos, deveriam preferir mamíferos com uma pele mais fina, nos quais seus bicos pudessem penetrar mais facilmente. Em um estudo de 2011, pesquisadores examinaram essas relações em ambas as espécies de búfagas com a utilização de até 15 espécies de mamíferos pastadores na África. Os pesquisadores quantificaram as preferências das búfagas em relação às diferentes espécies de mamíferos ao observar os mamíferos pastadores de diversas espécies e dividir o número de búfagas em uma dada espécie pelo número

total de espécies pastadoras. Em seguida, quantificaram a abundância de carrapatos em um indivíduo de cada espécie de mamífero. Embora não tenham descoberto qualquer relação entre as preferências das espécies de búfagas e a espessura da pele dos animais, eles descobriram correlações positivas entre as preferências das espécies de búfagas e a abundância de carrapatos, como se pode verificar na Figura 17.12. Esses resultados sugerem que as aves estão atuando primariamente como mutualistas, cujas preferências estão voltadas para a alimentação com carrapatos.

Figura 17.11 Búfagas. Na savana africana, as búfagas, como essa búfaga-de-bico-vermelho no Parque Nacional Kruger na África do Sul, removem os carrapatos de diversos mamíferos pastadores, o que ocorre, por exemplo, com essa impala (*Aepyceros melampus*). (Fotografia de Robert Harding Picture Library/SuperStock.)

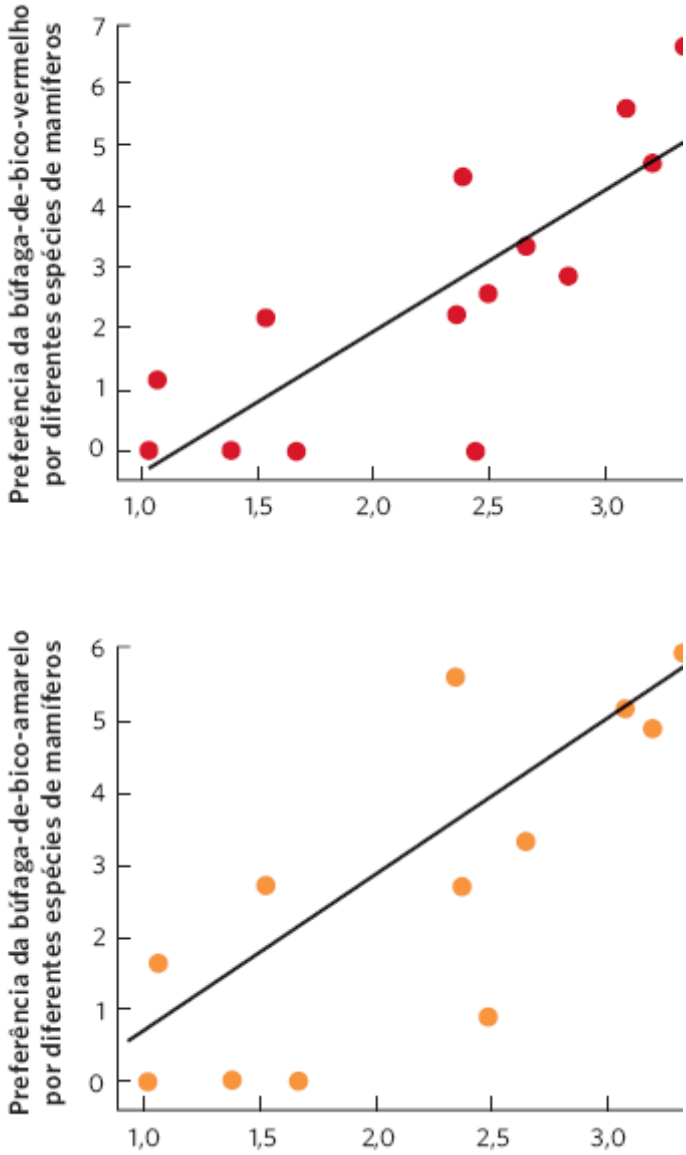


Figura 17.12 Preferências das búfagas por diferentes espécies de mamíferos. As preferências das búfagas-de-bico-vermelho e das búfagas-de-bico-amarelo estão positivamente correlacionadas com a abundância de carrapatos nos diferentes mamíferos. Nenhuma ave mostrou preferência por mamíferos com peles finas. Esses dados sugerem que as búfagas buscam espécies de mamíferos em particular primariamente para consumir os carrapatos como um mutualista, e não para ingerir pedaços de carne de mamífero como um parasita. (Dados de Nunn CL *et al.* Mutualism or parasitism? Using a phylogenetic approach to characterize the oxpecker-ungulate relationship. *Evolution*. 2011; 65:1297-304.)

Os mutualismos podem facilitar a polinização e a dispersão de sementes

Além de proporcionar recursos e defesa, os mutualismos também podem prestar os valiosos serviços de polinização das plantas e dispersão das sementes delas. De fato, sem esses serviços, muitas espécies não poderiam reproduzir-se ou colonizar áreas por toda a sua abrangência geográfica. Nesta seção, examinaremos os diversos mutualismos que atuam nessas funções.

POLINIZAÇÃO

Para fabricar as sementes, as plantas florescentes necessitam de pólen para fertilizar seus óvulos. Algumas delas, como as gramíneas, normalmente dependem do vento para soprar o pólen de uma planta até outra. Outras dependem de animais para transportar o pólen. Ao longo do tempo evolutivo, as plantas desenvolveram diversos mecanismos de recompensa para atrair os polinizadores a visitarem as suas flores. Por exemplo, a abelha melífera comum visita flores que oferecem néctar e pólen. As abelhas consomem ambos os itens, mas também transferem inadvertidamente uma parte do pólen que se encontra aderido a seus corpos à medida que se movimentam de uma flor até a outra. Muitas plantas parecem ter desenvolvido flores que são especializadas em atrair um tipo de polinizador em particular. Por exemplo, as flores polinizadas por beija-flores tendem a ser vermelhas – uma cor que os beija-flores preferem. Elas também tendem a ter longas flores tubulares, inacessíveis para a maioria dos insetos. Entretanto, como os beija-flores têm longas línguas, eles conseguem alcançar

facilmente o néctar no interior delas. De modo similar, muitas flores polinizadas por morcegos são grandes, com frequência abrem apenas à noite, e contêm grandes volumes de néctar para atrair os grandes polinizadores. Em algumas espécies de plantas, o volume de néctar aumenta durante a noite, quando é mais provável que os morcegos estejam forrageando (Figura 17.13).

Embora as flores em muitas espécies de plantas possam ser polinizadas por diversas espécies diferentes de polinizadores, algumas plantas, como o grupo chamado iúcas, desenvolveram mutualismos muito específicos com seus polinizadores. De fato, a maioria das espécies de iúca depende de uma única espécie de mariposa para a polinização. Entretanto, contrariamente à maioria dos polinizadores, uma visita da mariposa da iúca não é uma questão simples. Uma mariposa fêmea da iúca chega a uma flor de iúca e deposita os ovos nos seus ovários (Figura 17.14). Para assegurar que a flor fabrique sementes para seus filhotes alimentarem-se, a mariposa fêmea sobe até o topo da flor e adiciona pólen no estigma dela. Esse pólen produz um longo tubo, que cresce para baixo pelo estilete e para dentro do ovário, em cujo órgão ela deposita os gametas masculinos, que, em seguida, fundem-se aos gametas femininos para produzir as sementes. Os ovos da mariposa eclodem em lagartas, as quais se alimentam das sementes que a flor forma. Como resultado, a planta ganha um polinizador muito efetivo ao custo de algumas poucas sementes.

Figura 17.13 Polinização por morcegos. As flores que são polinizadas por morcegos são tipicamente grandes e contêm grandes recompensas de néctar para atrair a visita desses animais. Fotografado aqui está um morcego de nariz longo (*Leptonycteris curasoae*) polinizando uma flor do cacto saguaro (*Carnegiea gigantea*). (Fotografia de Dr. Merlin D. Tuttle/Science Source.)

Apesar do consumo de sementes pelas lagartas, permanecem sementes suficientes para a iúca reproduzir-se. Durante muitos anos, os pesquisadores ponderaram o que impedia as lagartas fêmeas de depositarem muitos ovos e todas as sementes serem consumidas, deixando a flor sem aptidão nenhuma. Após cuidadosas observações, descobriram que a planta tolera até seis ovos de mariposa por flor. Sob essas condições, a planta desenvolve 62% de suas flores até a maturidade. Entretanto, se houver mais de seis ovos por flor, algumas espécies de iúca abortam seletivamente a maioria das suas flores e retêm apenas 17% de suas flores até a maturidade, como mostrado na Figura 17.15. Quando uma flor é abortada, todos os ovos e as larvas de mariposa dentro da flor morrem. Ao abortar as flores sempre que as lagartas depositam mais de seis ovos, a planta favorece as mariposas que não depositam muitos ovos em uma única flor.

Figura 17.14 Mariposa da iúca. Uma mariposa da iúca transfere pólen para o estilete de uma flor da iúca depois de depositar seus ovos no ovário da flor. (Fotografia de Robert e Linda Mitchell.)

DISPERSÃO DE SEMENTES

As sementes e os frutos produzidos pelas plantas abrangem uma ampla variedade de tamanhos, desde pequenas sementes de dente-de-leão que flutuam ao vento, até frutas maciças, como os cocos. Muitas sementes menores são facilmente dispersadas pelo vento, mas as maiores são tipicamente espalhadas por mutualistas animais. Como vimos, os animais atuam nessa função se recebem um benefício em troca. O benefício mais comum é o alimento na forma de sementes ou frutos nutritivos que circundam as sementes. Quando os animais consomem os frutos das plantas, as sementes comumente passam pelo sistema digestório sem serem danificadas e estão viáveis após serem excretadas. Entretanto, quando os animais consomem as sementes das plantas, as sementes são digeridas e deixam de ser viáveis.

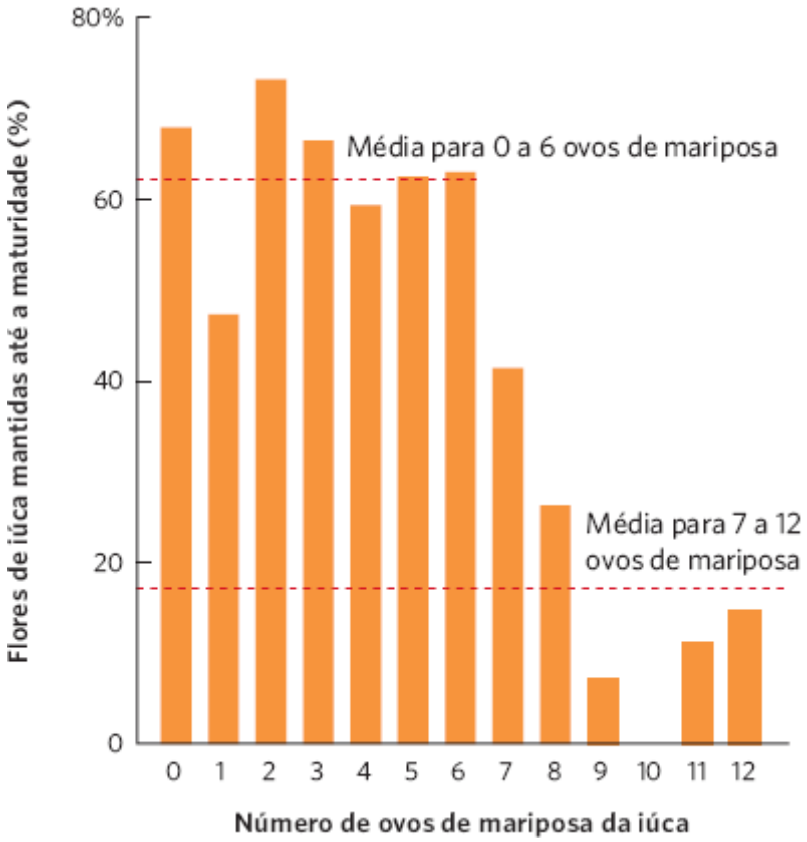


Figura 17.15 Controle do consumo de sementes de iúca por lagartas da mariposa da iúca. Quando mariposas da iúca fêmeas depositam de 0 a 6 ovos em uma flor de iúca, a planta média desenvolve 62% de suas flores até a maturidade. Se uma mariposa depositar de 9 a 12 ovos, a planta média desenvolve apenas 17% de suas flores até a maturidade; o restante é seletivamente abortado. Essa resposta favorece as mariposas da iúca que depositam menos ovos. (Dados de Pellmyr O, Huth CJ. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature*. 1994; 372:257-60.)

Pode parecer uma contradição as plantas dependerem de animais que consomem suas sementes para dispersá-las. Afinal, se as sementes são consumidas, não existem mais a serem dispersas. Entretanto, na maioria dos casos, as plantas produzem grandes números de sementes, e nem todas as transportadas para longe são consumidas. Muitas delas são armazenadas no solo, o que significa que as sementes são plantadas e capazes de germinar se não forem consumidas. Por exemplo, esquilos armazenam nozes em diversos locais e algumas dessas nozes nunca são recuperadas. De modo similar, um único quebra-nozes-de-clark (*Nucifraga columbiana*) – uma ave especializada nas sementes do pinheiro-de-casca-branca (*Pinus albicaulis*) – coleta aproximadamente 32.000 sementes de pinheiro em uma estação e estoca o que foi recolhido em milhares de locais diferentes. Como esse número de sementes é três a cinco vezes aquele que a ave necessita para atender às suas necessidades energéticas, muitas sementes armazenadas nunca são consumidas e, em vez disso, germinam em novos pinheiros em locais distantes da árvore genitora.

Algumas espécies de plantas atraem os animais para dispersarem suas sementes quando as circundam com um fruto que contém nutrientes substanciais. Por exemplo, muitas ervas florestais, incluindo o trílio-pintado (*Trillium undulatum*), produzem sementes que têm um envoltório rico em lipídios e proteínas – conhecido como *elaiossomo* – unido à semente (Figura 17.16). As formigas coletam as sementes e levam-nas de volta aos seus ninhos. Após consumirem os elaiossomos, elas descartam as sementes do ninho. Esse processo dispersa as sementes até longe da planta genitora. As formigas recebem nutrição e as plantas recebem a dispersão das suas sementes.

Quando as plantas circundam suas sementes com um grande fruto, este pode atuar como uma recompensa substancial para os dispersores animais. Se as sementes dentro do fruto consumido têm um revestimento rígido que resiste à digestão, elas passam pelo sistema digestório do animal e ainda são capazes de germinar. Um dos exemplos mais notáveis é a árvore africana conhecida como *Omphalocarpum procerum*. Esta produz frutos tão grandes quanto a cabeça de uma pessoa, e apenas o elefante africano consegue abri-los. Além disso, as sementes não germinam no solo, a menos que tenham passado pelo sistema digestório de um elefante. A árvore é altamente dependente dos elefantes para o consumo e a dispersão de suas sementes, mas, à medida que as populações de elefantes declinam, ela está perdendo seu dispersor de sementes.

Um elemento-chave para essa estratégia de dispersão das sementes é o fruto permanecer não comestível ou escondido até que as sementes estejam totalmente desenvolvidas. Como resultado, muitos frutos são verdes e razoavelmente camuflados enquanto as sementes estão em desenvolvimento. Nesse estágio, tipicamente o fruto é completamente não palatável. Entretanto, após as sementes desenvolverem-se completamente, ele se torna maduro, seus tecidos tornam-se palatáveis e comumente muda de cor, para ser altamente visível para os dispersores animais.

Figura 17.16 Formigas ingerindo elaiossomos. Algumas ervas da floresta produzem sementes unidas a um envoltório de tecido rico em lipídios e proteínas, que é conhecido como um elaiossomo. Neste registro, é possível ver sementes da raiz-vermelha (*Sanguinaria canadensis*). As formigas carregam essas sementes até o seu ninho, consomem o elaiossomo e descartam as sementes fora do ninho, onde, subsequentemente, elas germinam. (Fotografia de Alexander Wild.)

Os mutualismos podem ser alterados quando as condições mudam

Embora os indivíduos de duas ou mais espécies possam interagir de modo que possibilite a ambos receberem benefícios de aptidão, precisamos reconhecer que cada indivíduo participa no mutualismo a fim de melhorar a sua própria aptidão, não a de seu parceiro. Portanto, quando as condições alteram os custos e os benefícios para cada espécie, a interação pode ser modificada para algo que deixa de ser um mutualismo.

DE INTERAÇÕES POSITIVAS PARA NEGATIVAS

Quando uma espécie em uma relação proporciona um benefício para outra a algum custo, mas deixa de receber um benefício em troca disso, a interação pode trocar de uma interação mutualista positiva para negativa, como herbivoria, predação ou parasitismo. Por exemplo, discutimos o papel que os fungos micorrizais desempenham ao auxiliar as plantas na obtenção de nutrientes. Em um experimento com árvores cítricas em solos altamente férteis, pesquisadores examinaram o efeito de eliminar os fungos micorrizais tratando o solo com um fungicida. Eles observaram que a eliminação do fungo causou o crescimento das árvores até 17% mais rápido. Isso sugere que o fungo impunha um custo para a árvore, sem fornecer um benefício. Como o solo era fértil, as árvores cítricas não dependiam dos fungos para fornecer os nutrientes. Elas podiam crescer bem ao coletar os nutrientes por si mesmas, mas, como os fungos ainda existiam no solo, ainda proporcionavam aos fungos os produtos da fotossíntese. A relação normalmente mutualista havia mudado para uma interação parasita.

Uma situação semelhante existe para o peixe limpador. Deve-se lembrar de que o peixe limpador remove ectoparasitas de peixes maiores. Ambas as espécies beneficiam-se e a interação é um mutualismo. Entretanto, ocorre que o peixe limpador também gosta de consumir o muco e as escamas dos peixes maiores, o que é prejudicial para este último, porque o muco e as escamas são de produção custosa e podem oferecer proteção contra infecções. Pesquisadores que trabalham em recifes de corais no Caribe examinaram se as decisões de alimentação de um peixe limpador, o *goby* limpador-do-caribe (*Elacatinus evelynae*), eram alteradas quando havia diferenças no número de ectoparasitas transportados pelo peixe-donzela-de-nadadeira-longa (*Stegastes diencaeus*). Eles amostraram o número de ectoparasitas do peixe-donzela ao largo da costa de seis ilhas diferentes e, em seguida, avaliaram o peixe limpador para determinar a porcentagem de muco e escamas em sua dieta; seus dados podem ser observados na Figura 17.17. Quando as populações de peixes-donzela apresentavam um alto número de parasitas, o peixe limpador ingeria uma pequena porcentagem de muco e escamas. Entretanto, quando o peixe-donzela continha um baixo número de parasitas, o peixe limpador consumia uma porcentagem muito mais alta de muco e escamas. Portanto, se os parasitas são raros no peixe-donzela, o peixe limpador troca de mutualista para predador e consome uma porcentagem mais alta de muco e escamas.

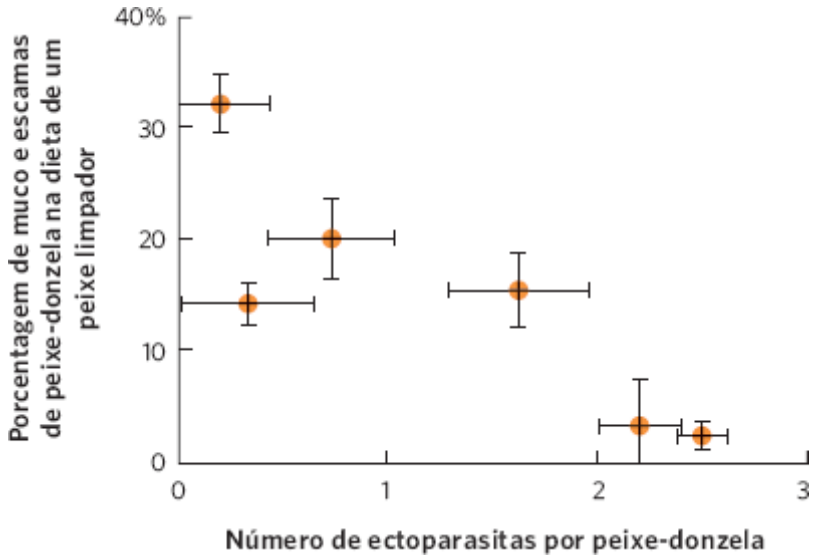


Figura 17.17 Troca de mutualista para predador. Em populações de peixe-donzela nas quais os ectoparasitas são abundantes, o peixe limpador primariamente consome os parasitas do peixe-donzela e muito pouco do muco e das escamas dele. Essa é uma interação mutualista. Em populações de peixes-donzela nas quais os ectoparasitas não são abundantes, a dieta do peixe limpador compreende uma porcentagem substancial do muco e das escamas do peixe-donzela. Isso se torna mais uma interação predatória. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Cheney KL, Côté IM. Mutualism or parasitism? The variable outcome of cleaning symbioses. *Biology Letters*. 2005; 1:162-5.)

LIDANDO COM OS TRAPACEIROS

Uma relação mutualista pode evoluir com o tempo para uma relação na qual uma espécie recebe um benefício, mas não proporciona um outro em troca – um comportamento conhecido como trapaça. A seleção natural favoreceria a trapaça, desde que ela proporcionasse um aumento líquido na aptidão do trapaceiro, embora também pudéssemos esperar que a

seleção natural favorecesse os mecanismos que possibilitam que os organismos se defendam dos trapaceiros. Observamos um exemplo disso com as iúcas e as mariposas da iúca. Quando uma mariposa deposita muitos ovos, de modo que as larvas que eclodem consumiriam todas as sementes em desenvolvimento, algumas espécies de iúca podem responder ao abortar a flor, matando, assim, as larvas da mariposa. Dessa maneira, a iúca pune as mariposas que atuam como trapaceiras.

Uma situação semelhante existe nas relações entre as plantas e os fungos micorrizais. Quando eles atuam como mutualistas, ambas as espécies proporcionam um benefício com algum custo. Se um fungo reduz o benefício que proporciona a uma planta, esta deve responder proporcionando um benefício menor para o fungo. Em 2009, pesquisadores conduziram um estudo para verificar se uma planta poderia diferenciar fungos e enviar os produtos da fotossíntese para o mutualista fúngico mais benéfico. Para testar essa questão, os pesquisadores plantaram plantas de cebola selvagem (*Allium vineale*) individuais em dois potes; metade das raízes da planta foi colocada em um pote de solo contendo uma espécie de fungo que proporciona grandes benefícios para a planta e a outra metade das raízes, em um segundo pote com uma espécie que não oferece benefício algum. Esse experimento está ilustrado na Figura 17.18A. Após o crescimento das raízes da cebola por 9 semanas, os pesquisadores mediram o quanto de produto fotossintético a planta enviava para cada um dos fungos. Eles fizeram isso colocando um saco em volta de cada planta e bombeando uma forma especial de CO_2 que continha um isótopo raro de carbono, conhecido como ^{14}C. Com o uso desse carbono radioativo, eles puderam rastrear o movimento do carbono de uma planta para cada uma das espécies fúngicas. Assim, descobriram que as plantas da cebola enviavam mais produtos fotossintéticos para o fungo benéfico, como pode ser visto na Figura 17.18B. Isso significa que as plantas conseguem discriminar os fungos e proporcionar preferencialmente maiores benefícios para os fungos mais benéficos.

Os mutualismos podem afetar as comunidades

Quando pensamos a respeito dos mutualismos, com frequência enfocamos em como a relação ajuda cada uma das espécies que interagem; normalmente, ela melhora a aptidão e a abundância de cada participante. Por exemplo, os corais não sobrevivem sem as zooxantelas e muitas plantas não produzem filhotes sem polinizadores. Além de afetar a abundância, os mutualismos também podem interferir em outros níveis ecológicos. Nesta seção, examinaremos como os mutualismos, e a interrupção dos mutualismos, podem alterar as distribuições das espécies, a diversidade das comunidades e o funcionamento dos ecossistemas.

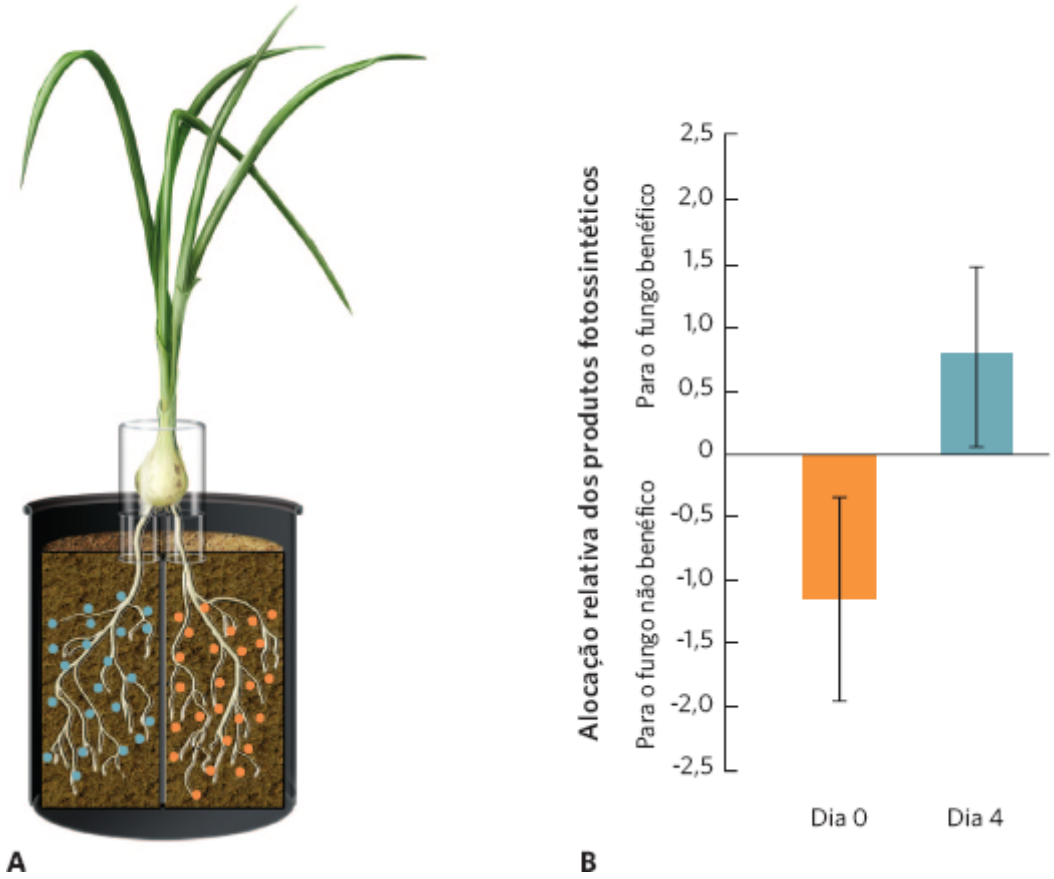


Figura 17.18 Favorecimento do parceiro mais benéfico. **A.** Em um experimento, a planta da cebola selvagem foi cultivada com as suas raízes em dois potes separados: um continha um fungo micorrizal benéfico e o outro, um fungo micorrizal não benéfico.

Após 9 semanas de crescimento, os pesquisadores puderam determinar se a planta aloca mais de seus produtos fotossintéticos para o fungo benéfico ou não benéfico. **B.** Considerando que a planta consegue distinguir entre as duas espécies de fungo, ela é capaz de alocar mais de seus produtos fotossintéticos para o fungo mais benéfico. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Bever JD *et al.* Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecology Letters*. 2009; 12:13-21.)

EFEITOS SOBRE AS DISTRIBUIÇÕES DAS ESPÉCIES

Em virtude dos benefícios dos mutualismos, podemos esperar que a seleção natural favoreça as relações mutualistas entre as espécies e expanda a distribuição das espécies envolvidas em mutualismos. Contrariamente, esperaríamos que a ruptura de um mutualismo causasse um declínio das espécies envolvidas e uma redução na sua distribuição. Podemos observar um exemplo disso na planta conhecida como erva-alheira (*Alliaria petiolata*), um membro da família da mostarda que contém folhas com um odor semelhante ao do alho quando esmagado. Nativa da Europa e da Ásia, ela foi introduzida na América do Norte há mais de um século para o consumo humano. Quando a erva-alheira cresce nas florestas norte-americanas, ela provoca um crescimento fraco de árvores jovens e faz com que elas apresentem menor probabilidade de alcançar o tamanho adulto. Durante muitos anos, pesquisadores tentaram compreender o mecanismo subjacente dos efeitos prejudiciais da erva-alheira.

Em 2006, pesquisadores descobriram que a erva-alheira estava interferindo com o mutualismo entre as árvores da floresta e os fungos micorrizais arbusculares no solo. Para demonstrar essa conexão, eles examinaram quão bem três espécies de árvores cresciam quando cultivadas no solo em que a erva-alheira havia invadido e no solo no qual ela não tinha invadido. Como se pode observar na Figura 17.19, os aumentos na biomassa das árvores de bordo-de-açúcar, bordo-vermelho e freixo-branco foram muitas vezes maiores quando cultivadas no solo que não havia sido invadido pela erva-alheira. Além disso, quando os pesquisadores examinaram a porcentagem de raízes das árvores colonizadas por fungos micorrizais, eles observaram que o solo coletado das florestas com a erva-alheira tinha pouca ou nenhuma colonização pelos micorrizos, como ilustrado na Figura 17.19B.

Experimentos adicionais revelaram que as raízes da erva-alheira produzem substâncias químicas que inibem o crescimento de fungos micorrizais. Como as espécies de árvores dependem do mutualismo fúngico em diferentes graus, a erva-alheira tem o maior efeito negativo sobre aquelas espécies de árvores com a maior dependência dos fungos. Já que a erva-alheira rompe os mutualismos vitais, ela tem potencial para alterar a distribuição de um grande número de outras espécies à medida que se propaga pela América do Norte.

EFEITOS SOBRE AS COMUNIDADES

Os mutualismos que alteram a abundância e a distribuição de uma ou mais espécies podem apresentar efeitos difusos sobre o restante da comunidade. Uma comunidade pode ser afetada de diversos modos; o mutualismo pode causar uma alteração na diversidade da espécie, ou mesmo alterar a abundância dos indivíduos dentro das espécies na comunidade.

Alteração da diversidade das espécies

Uma espécie mutualista generalista interage com muitas outras espécies e oferece benefícios difusos. No caso do peixe limpador, por exemplo, uma espécie em particular deste peixe pode remover os parasitas de muitas espécies diferentes de peixes maiores. Se esse comportamento ajuda as espécies a persistirem em um recife de corais, a remoção do peixe limpador deveria causar um declínio no número total de peixes grandes e no número de espécies. Pesquisadores que atuam em recifes de corais na Austrália testaram essa questão ao remover uma espécie de peixe limpador (*Labroides dimidiatus*) de nove pequenos recifes. Eles designaram outros nove recifes como controles. Após 18 meses, contaram o número de peixes individuais e o número de espécies de peixes em cada recife. Como pode ser observado na Figura 17.20, a remoção do peixe limpador causou o declínio no número de peixes individuais em aproximadamente três quartos e o declínio no número de espécies pela metade, o que sugere que o peixe limpador desempenha uma função crítica na manutenção das populações de peixes de recifes.

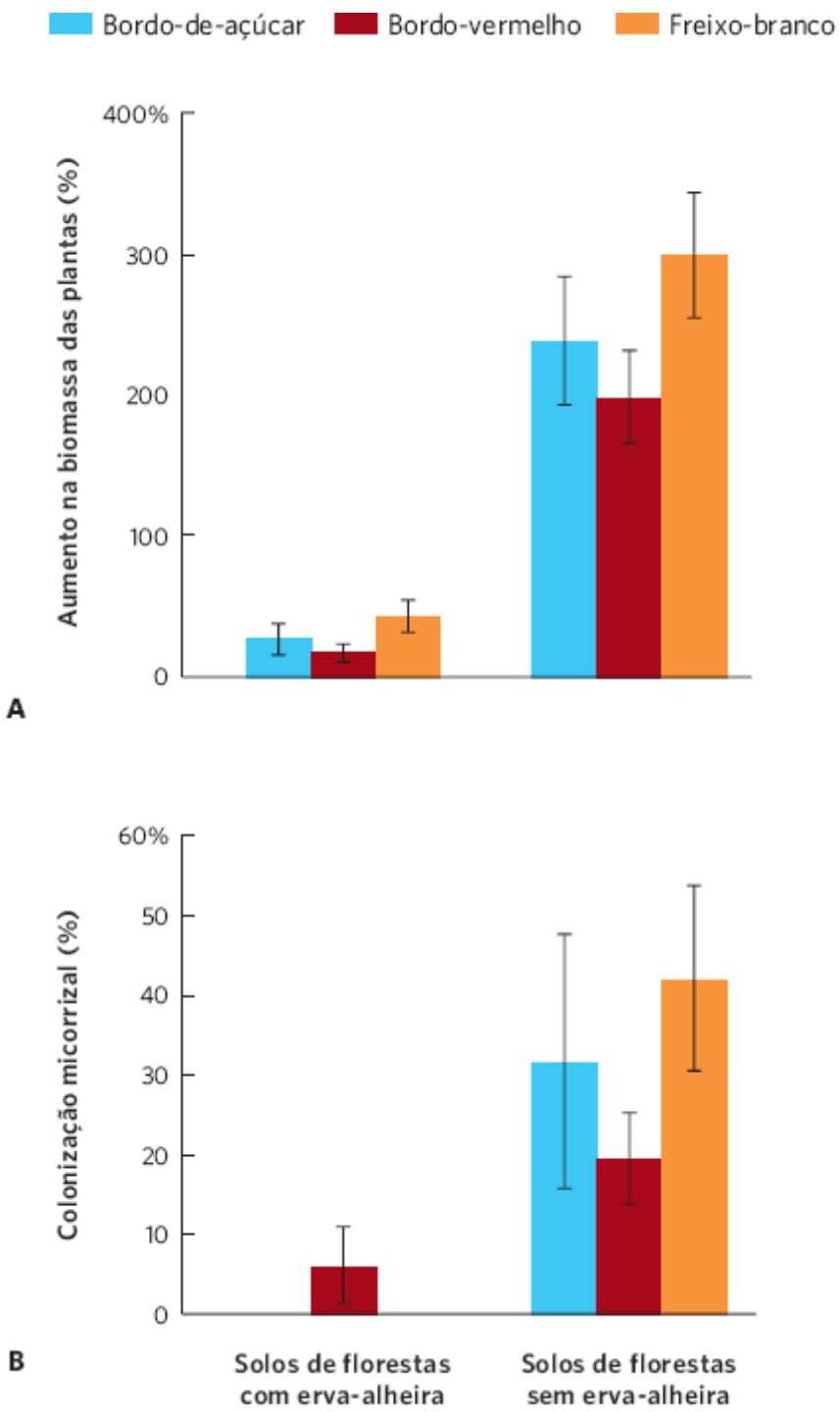


Figura 17.19 Ruptura de um mutualismo com erva-alheira. Quando pesquisadores cultivaram três espécies de árvores em solos de florestas com e sem erva-alheira, eles observaram que os solos das florestas com erva-alheira causaram (**A**) aumentos muito menores na biomassa e (**B**) pouca ou nenhuma colonização por fungos micorrizais. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Stinson KA *et al.* Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLOS Biology*. 2006; 4:727-31.)

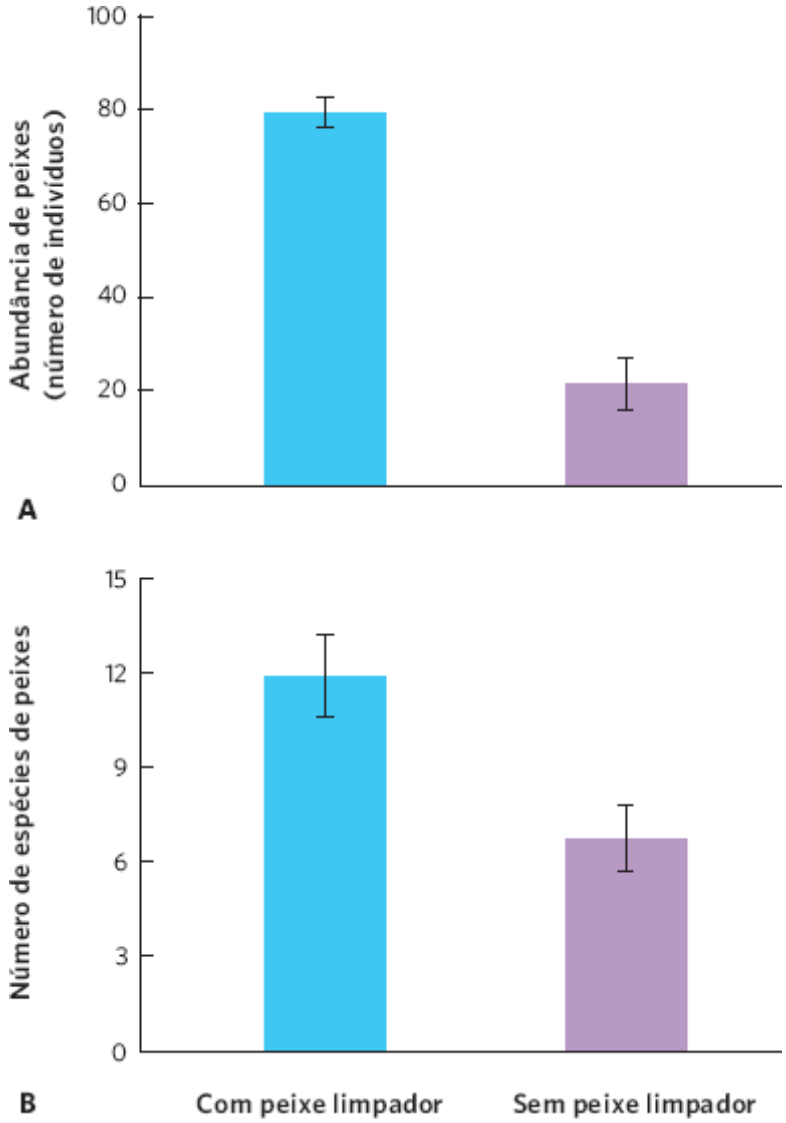


Figura 17.20 Efeitos de mutualistas sobre a abundância e a diversidade de uma comunidade de peixes de recife de corais. Após 18 meses da remoção de peixes limpadores, (**A**) a abundância de peixes individuais declinou em cerca de três quartos e (**B**) o número de espécies caiu aproximadamente pela metade. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Grutter AS *et al.* Cleaner fish drives local fish diversity on coral reefs. *Current Biology*. 2003; 13:64-7.)

Iniciação de uma cadeia de interações

Em alguns casos, a comunidade não perde espécies quando um mutualismo é perturbado, mas a abundância de muitas espécies é alterada por uma cadeia de interações. Anteriormente neste capítulo, discutimos a função das formigas na defesa dos pés de acácia contra herbívoros. Observamos que as formigas reduzem a herbivoria na acácia, o que melhora a sobrevivência das árvores. Em troca disso, as formigas beneficiam-se por terem um local para construir ninhos e uma fonte de alimento nos nectários. Entretanto, o que aconteceria se muito da herbivoria fosse removido e as formigas deixassem de proporcionar um benefício?

Os pesquisadores examinaram essa questão na região da savana do Quênia. Eles separaram 12 parcelas de 4 ha cada; metade das parcelas foi cercada para excluir todos os grandes herbívoros, enquanto a outra metade foi deixada como controles não cercados. As parcelas continham pés de acácia (*Acacia drepanolobum*) de 40 a 70 anos de idade. Após 10 anos, os pesquisadores examinaram como cercar as parcelas afetou o mutualismo formiga-acácia e o restante da comunidade; é possível ver esses dados na Figura 17.21. Nas parcelas cercadas sem grandes herbívoros, as árvores produziram menos espinhos dilatados e nectários do que as árvores nas parcelas de controle, como mostrado em 17.21A e 17.21B.

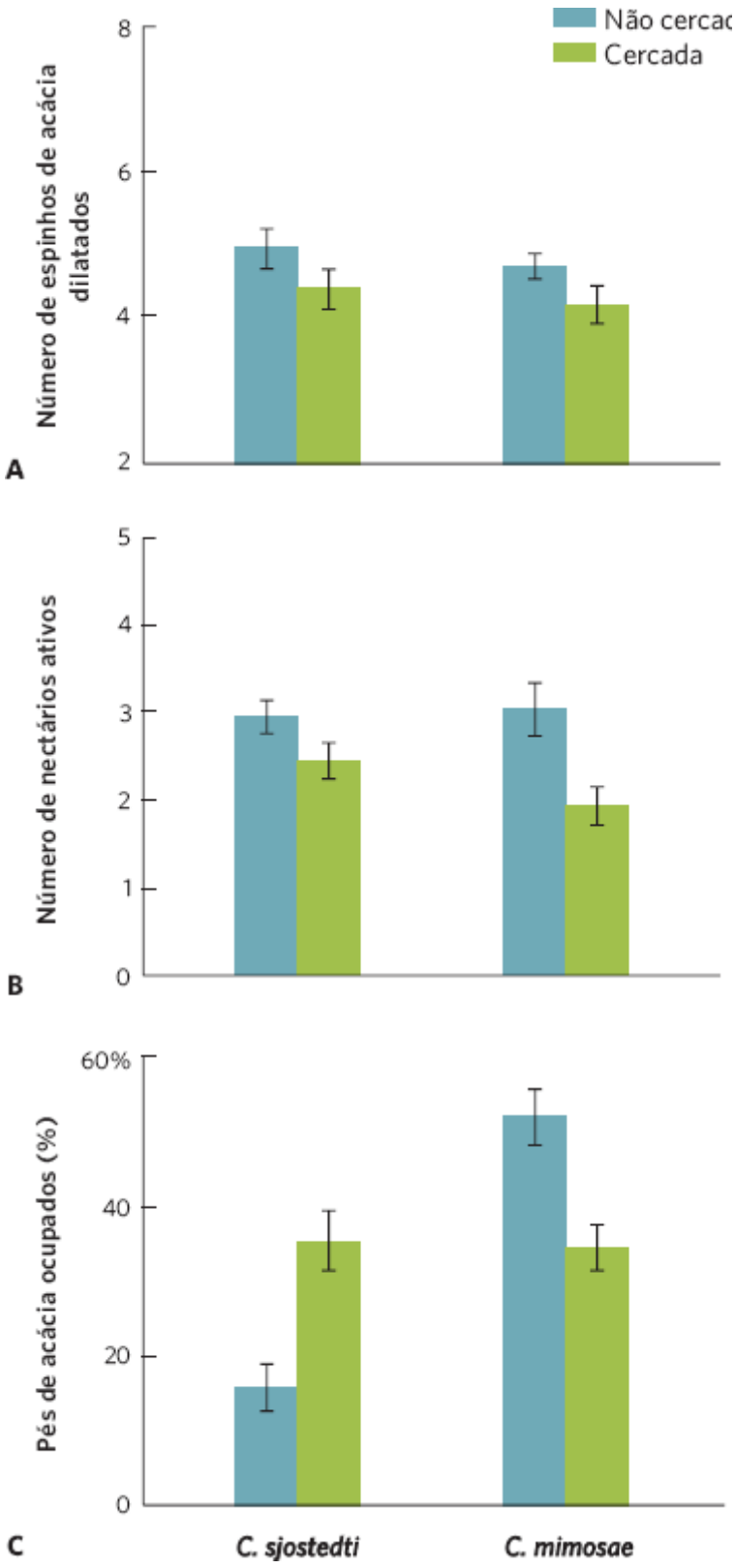


Figura 17.21 Efeitos comunitários de um mutualismo. Os efeitos comunitários do mutualismo foram descobertos quando pesquisadores cercaram áreas de pés de acácia com a exclusão de grandes herbívoros mamíferos. As árvores cercadas que foram cuidadas por *C. sjostedti* ou *C. mimosae* começaram a produzir (**A**) menos espinhos dilatados e (**B**) menos nectários. C. Em resposta às alterações nas árvores, *C. sjostedti* começou a ocupar muito mais pés de acácia, enquanto *C. mimosae* ocupou menos árvores. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Palmer TM *et al*. Breakdown of an ant-plant mutualism follows the loss of large herbivores from an African savanna. *Science*. 2008; 319:192-5.)

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Comparação de grupos que não têm distribuições normais

Como observamos no caso do peixe limpador, os pesquisadores que estudam os mutualismos com frequência precisam testar se a interação mutualista realmente proporciona um benefício para cada espécie na interação. Para tanto, eles precisam realizar testes estatísticos que comparam como cada espécie desempenha-se com e sem a outra. No Capítulo 15, discutimos sobre a utilização de testes *t* para comparar as médias de dois grupos. Como se deve lembrar, os testes *t* exigem que os dados

coletados sigam uma distribuição normal, que são as curvas com formato de sino discutidas no Capítulo 2. Entretanto, em alguns casos, os dados de dois grupos não apresentam distribuições normais, de modo que não podemos utilizar o teste *t*. Nestes casos, precisamos utilizar o teste de soma de postos de Mann-Whitney, o qual recebe o nome dos estatísticos que o desenvolveram.

O teste de soma de postos de Mann-Whitney tem início com a classificação dos dados – de baixo para cima – e, em seguida, com a obtenção da soma daquelas classificações. Por exemplo, considere o seguinte conjunto de dados para o número de espécies que ocorrem em oito recifes de coral, dos quais os pesquisadores removeram o peixe limpador, e oito recifes de coral nos quais os pesquisadores deixaram o peixe limpador. Se fôssemos considerar todos os 16 números e colocá-los em ordem, do valor mais baixo ao mais alto, poderíamos atribuir a cada valor uma classificação de 1 a 16. Sempre que tivermos mais de uma ocorrência de um valor, atribuímos a ambos os valores a classificação média.

NÚMERO DE ESPÉCIES OBSERVADAS SEM PEIXE LIMPADOR	CLASSIFICAÇÕES	NÚMERO DE ESPÉCIES OBSERVADAS COM PEIXE LIMPADOR	CLASSIFICAÇÕES
(GRUPO 1)	(GRUPO 1)	(GRUPO 2)	(GRUPO 2)
3	1	7	6,5
4	2	8	8,5
5	3	9	10,5
6	4,5	10	12,5
6	4,5	10	12,5
7	6,5	11	14
8	8,5	12	15
9	10,5	14	16

O próximo passo é somar as classificações em relação ao grupo 1 (indicada como R_1) e ao grupo 2 (indicada como R_2).

$R_1 = 1 + 2 + 3 + 4{,}5 + 4{,}5 + 6{,}5 + 8{,}5 + 10{,}5 = 40{,}5$

$R_2 = 6{,}5 + 8{,}5 + 10{,}5 + 12{,}5 + 12{,}5 + 14 + 15 + 16 = 95{,}5$

Em seguida, podemos utilizar qualquer valor de *R* para calcular um teste estatístico conhecido como *U*. Utilizaremos R_2:

$$U = R_2 - (n_2 \times (n_2 + 1) \div 2)$$

no qual n_1 é o número de observações no grupo 1 e n_2 é o número de observações no grupo 2. Usaremos esta fórmula:

$$U = 95{,}5 - (8 \times (8 + 1) \div 2) = 59{,}5$$

Agora que conhecemos o valor de *U*, precisamos calcular a média e o desvio padrão de *U* para o conjunto inteiro de dados de ambos os grupos. O valor médio de *U* é:

$m_U = (n_1\, n_2) \div 2$

$m_U = (8 \times 8) \div 2 = 32$

O desvio padrão de *U* é:

$$\sigma_U = \sqrt{\frac{n_1 n_2 \times (n_1 + n_2 + 1)}{12}}$$

$$\sigma_U = \sqrt{\frac{8 \times 8 \times (8 + 8 + 1)}{12}} = 9{,}52$$

Com a utilização de nossos valores calculados de U, m_U e σ_U, podemos calcular z, que é definido como:

$$z = \frac{U - m_U}{\sigma_U}$$

$$z = \frac{59{,}5 - 32}{9{,}52} = 2{,}89$$

Podemos procurar esse valor em uma tabela de valores de z no apêndice de Tabelas Estatísticas, no qual encontramos que o valor da probabilidade é 0,002. Como é inferior a 0,05, podemos concluir que os grupos são significativamente diferentes entre si. Isso significa que a remoção do peixe limpador causa uma diminuição significativa no número de espécies de peixes que vivem em um recife de coral.

EXERCÍCIO Quando calculamos o valor de z, na verdade usamos o valor absoluto de z. Para convencer-se de que não importa se utilizamos R_1 ou R_2, refaça os cálculos anteriores baseado na fórmula para U ao utilizar R_1:

$$U = R_1 - (n_1 \times (n_1 + 1) \div 2)$$

As alterações nos pés de acácia causaram variações subsequentes nas abundâncias das formigas mutualistas. A espécie de formiga *C. mimosae*, por exemplo, depende fortemente dos espinhos dilatados para construir seus ninhos e criar os seus filhotes. A redução dos espinhos dilatados nas parcelas cercadas ocasionou uma redução de 30% na proporção de árvores ocupadas por essa formiga, como ilustrado na Figura 17.21C. Além disso, daquelas árvores que foram ocupadas, a colônia média de *C. mimosae* foi 47% menor do que nas parcelas controle.

Outra espécie de formiga, *C. sjostedti*, não utiliza os espinhos dilatados para os ninhos, mas, em vez disso, constrói ninhos nas cavidades das árvores que são escavadas nos pés de acácia por besouros de chifres longos. Como a *C. sjostedti* não necessita de espinhos dilatados, o declínio de *C. mimosae* nas parcelas cercadas possibilitou que *C. sjostedti* duplicasse a proporção de árvores que ocupava. Esse aumento em *C. sjostedti* teve efeitos adicionais sobre a comunidade. Contrariamente à *C. mimosae*, que atua para eliminar os insetos herbívoros, a *C. sjostedti* possibilita que besouros de chifres longos vivam nas árvores e escavem orifícios no tronco à medida que consomem lentamente as árvores. O besouro recebe um benefício alimentar e *C. sjostedti* recebe um benefício para os ninhos, de modo que essas duas espécies representam outro mutualismo na comunidade. Entretanto, a escavação pelos besouros causa o crescimento mais lento dos pés de acácia e o dobro da taxa de mortalidade do que nas árvores que são cuidadas pela *C. mimosae*. Em consequência, embora os herbívoros mamíferos maiores possam pastar nos pés de acácia e causar efeitos negativos sobre o crescimento das árvores, a exclusão de grandes herbívoros acaba tendo um efeito negativo muito maior sobre as árvores, pois elas deixam de ser defendidas contra competidores ou besouros de chifres longos. Como esse exemplo demonstra, os mutualismos afetam mais do que as espécies envolvidas nas interações; eles podem apresentar efeitos de longo alcance por toda a comunidade.

EFEITOS SOBRE A FUNÇÃO DO ECOSSISTEMA

Os mutualismos também podem apresentar efeitos ecológicos no nível do ecossistema. Como discutimos no Capítulo 1, pesquisadores que trabalham com os ecossistemas examinam a movimentação de energia e matéria entre muitas fontes, incluindo os domínios bióticos e abióticos. Por exemplo, pesquisadores responsáveis por fungos micorrizais arbusculares investigaram como um ecossistema de campo de 15 espécies responderia a diferentes números de espécies fúngicas no solo. Quando eles examinaram a quantidade total de fósforo que as plantas assimilam do solo, descobriram que as plantas que vivem em solos contendo mais espécies fúngicas assimilam uma quantidade maior de fósforo, como mostrado na Figura 17.22A. Eles também quantificaram a biomassa total de raízes no solo e de brotos acima dele. Observaram ainda que um número maior de espécies fúngicas no solo causava aumentos substanciais na biomassa das raízes e dos brotos no ecossistema (tais dados estão nas Figuras 17.22B e 17.22C). Como ilustrado neste exemplo, os mutualismos não afetam somente determinadas espécies, mas podem também ter grandes efeitos sobre o funcionamento dos ecossistemas.

Por todo este capítulo, observamos como as espécies podem interagir em uma diversidade de mutualismos. Essas interações atendem uma ampla variedade de necessidades, incluindo aquisição de recursos, locais para viver, defesa, polinização e dispersão. Essas interações podem apresentar efeitos importantes sobre as comunidades e os ecossistemas e até mesmo implicações importantes para a conservação, como você verá no quadro Ecologia Hoje a seguir.

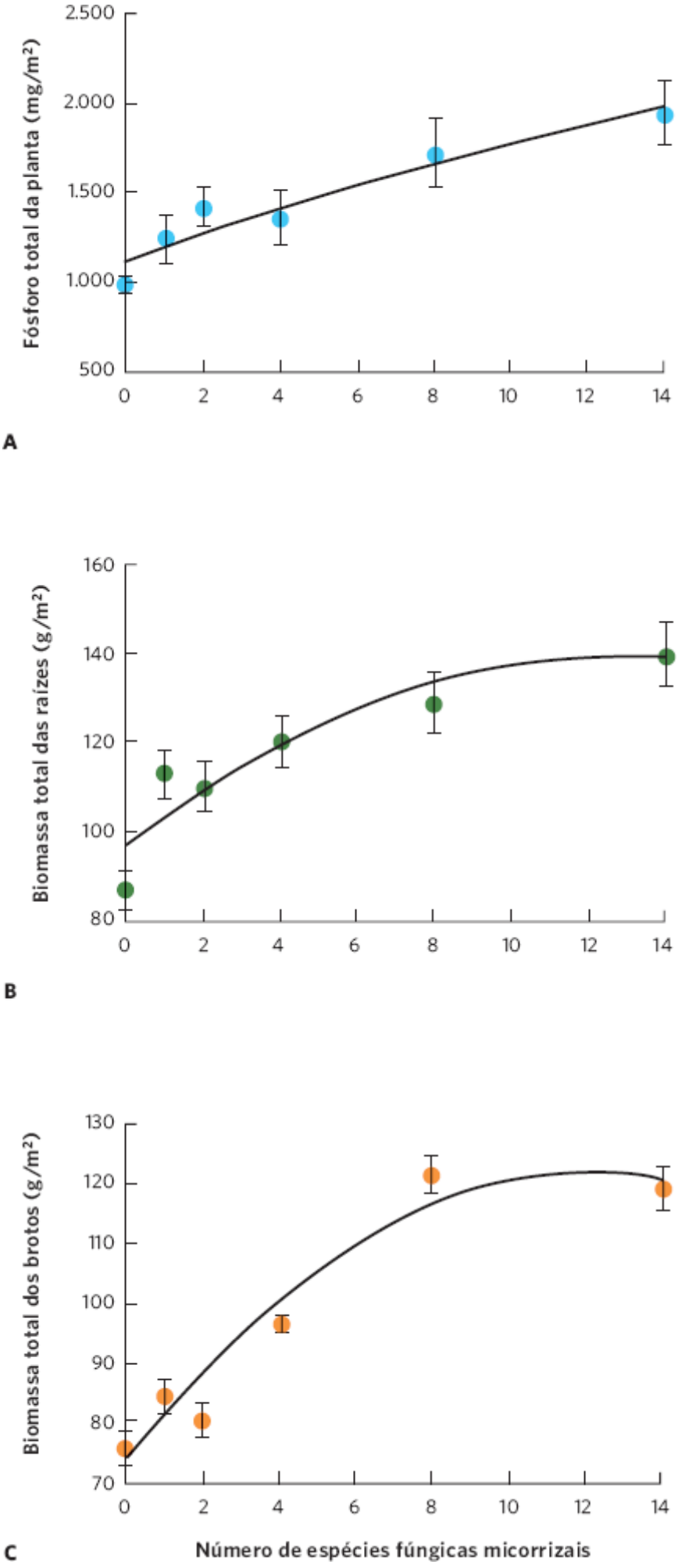


Figura 17.22 Efeitos da diversidade fúngica no ecossistema. Quando pesquisadores manipularam aumentos na diversidade das espécies de fungos micorrizais, eles observaram um aumento (**A**) na quantidade total de fósforo nas plantas, (**B**) na biomassa total das raízes e (**C**) na biomassa total dos brotos. As barras de erro são erros padrão. (Dados de van der Heijden AGA *et al.* Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability, and productivity. *Nature*. 1998; 396:69-72.)

LIDANDO COM A MORTE DE DISPERSORES

Um mutualista substituto. As tartarugas de Aldabra foram introduzidas em uma pequena ilha na República de Maurício para atuar como um dispersor de sementes para uma população de árvores de ébano criticamente ameaçadas. (Fotografia de Olivier Naud.)

A República de Maurício fornece um exemplo de quão importantes os mutualismos podem ser para a persistência das espécies na natureza. As Maurício, um grupo de ilhas localizado no Oceano Índico, a sudeste do continente africano, é o único local na Terra no qual a ave dodo (*Raphus cucullatus*) chegou a viver. Uma ave grande e não voadora, o dodo era uma fonte fácil de alimento para os navegantes que visitavam as ilhas, e também foi prejudicada pela introdução de muitas espécies não nativas. No fim do século 17, cerca de 200 anos após os humanos terem pisado pela primeira vez nas Maurício, o dodo foi extinto. Diversas outras espécies únicas da Maurício também foram levadas à extinção, entre as quais estão duas espécies de tartarugas gigantes: a "tartaruga-gigante-de-carapaça" (em inglês, *high-backed tortoise*; *Cylindraspis triserrata*) e a "tartaruga-gigante-de-maurício" (em inglês, *domed tortoise*; *Cylindraspis inepta*). As ilhas não apenas apresentam a ausência dessas espécies, mas também não têm mais os serviços que elas prestavam.

Durante os séculos seguintes, à medida que os humanos se estabeleciam nas ilhas, eles cortaram grandes faixas de floresta tropical para madeira, lenha e espaço para campos de cana-de-açúcar. Hoje, somente cerca de 2% da floresta original permanecem e algumas das espécies de árvores continuam a declinar. Por exemplo, a *Syzygium mamillatum* é uma espécie de árvore criticamente ameaçada que consiste em apenas pouco mais de 100 indivíduos. Cientistas que estudam esse problema perceberam que muitas espécies de árvores em declínio provavelmente dependiam dos dodos e das tartarugas para a dispersão das sementes. Essas espécies consumiam os frutos, e as sementes eram liberadas após passarem pelo sistema digestório dos animais. Quando os animais defecavam, tipicamente longe das árvores que produziam os frutos, as sementes estavam prontas para germinar. Com a extinção desses mutualistas, menos frutos foram consumidos e quaisquer sementes liberadas permaneciam próximo da árvore mãe. As sementes que germinam perto da árvore mãe competem com ela e existem altas taxas de doença entre árvores coespecíficas concentradas no mesmo lugar. Sem os dispersores, as sementes das árvores raras não conseguem dispersar-se e recolonizar as áreas abertas que foram cortadas. Pesquisadores ponderaram se era possível refazer o processo de dispersão das sementes mesmo sem os animais que originalmente realizavam a dispersão.

Então, eles apresentaram uma ideia radical: formularam a hipótese de que talvez espécies não nativas pudessem ser introduzidas para preencher o papel dos mutualistas perdidos e ajudar a salvar as árvores ameaçadas. Para desempenhar o papel do dodo, eles levaram perus domésticos (*Meleagris gallopavo*), os quais – à semelhança dos dodos – apresentam uma grande moela que mói os frutos deglutidos por eles mesmos. Os pesquisadores formularam a hipótese de que, quando o dodo consumia os frutos, a moagem pela moela fragmentava os frutos e liberava as sementes, mas mantinha a viabilidade delas à medida que elas passavam pelo sistema digestório da ave. Para desempenhar o papel das duas espécies de tartarugas extintas, eles utilizaram as tartarugas gigantes de Aldabra (*Aldabrachelys gigantea*) das Ilhas Seychelles, próximas dali.

Para testar o potencial dessas espécies como substitutas dos dispersores de sementes, os pesquisadores alimentaram com frutos da árvore *S. mamillatum* os perus e as tartarugas de Aldabra. Quando os frutos foram fornecidos aos perus, as grandes moelas não apenas fragmentaram o fruto, como também moeram as sementes em pequenos pedaços, o que significava que os perus não eram substitutos adequados para os dodos. Entretanto, quando os frutos da árvore foram fornecidos às tartarugas de Aldabra, os pesquisadores observaram que 16% das sementes dentro dos frutos permaneciam íntegras nas fezes das tartarugas. Embora essas sementes tivessem sucesso germinativo inferior ao das sementes que não passaram pelo intestino das tartarugas, elas produziam plântulas que cresciam mais altas e tinham mais folhas. Isso significava que as tartarugas de Aldabra poderiam atuar como um dispersor substituto efetivo.

Em um estudo de acompanhamento, os pesquisadores testaram se as tartarugas poderiam atuar como um novo mutualista para as árvores criticamente ameaçadas caso fossem liberadas no ambiente selvagem. Para testar essa ideia, eles decidiram introduzir as tartarugas de Aldabra em uma pequena ilha de 25 ha que faz parte da República de Maurício. Essa ilha contém outra espécie de árvore rara, a árvore do ébano (*Diospyros egrettarum*), que chegou a ser abundante e produz grandes frutos de 16 g. O corte para lenha tornou essa árvore rara na ilha, e grandes áreas não continham novas plântulas de árvores de ébano. Sem os dispersores, os frutos caíam perto da árvore genitora e lá permaneciam. Após a introdução das tartarugas em recintos em 2000, os pesquisadores confirmaram que as tartarugas não apresentavam efeitos negativos sobre a comunidade de plantas. Em 2005, foi possibilitado que 11 tartarugas vagassem livremente por toda a ilha. No ano de 2011, os investigadores relataram alguns resultados extraordinários. Poucos frutos eram, então, encontrados perto das árvores genitoras, porque as tartarugas estavam consumindo a maioria deles e, como as sementes passavam pelas tartarugas quando elas defecavam, as sementes foram realocadas para muitas outras áreas ao redor da ilha. Novas plântulas surgiram em todos os locais, incluindo áreas abertas nas quais a árvore não existia há muitas décadas. Além disso, as sementes de ébano que passaram pelo intestino da tartaruga germinaram melhor do que as sementes não consumidas.

Tartarugas dispersoras de sementes. Ao consumir os grandes frutos do ébano e dispersar as sementes por suas fezes, as tartarugas difundiram as sementes por toda a ilha. Elas podem representar a melhor esperança para trazer a árvore do ébano de volta da beira da extinção. (Fotografia de Dennis Hansen.)

Depois de mais de uma década de pesquisas, esses resultados sugerem que, embora não possamos trazer de volta as espécies extintas, podemos ser capazes de substituir algumas para reviver os mutualismos, de modo que as extinções originais não causem extinções subsequentes de seus parceiros mutualistas.

Fontes: Hansen DM *et al.* Seed dispersal and establishment of endangered plants on oceanic islands. The Janzen-Connell model, and the use of ecological analogues. *PLOS One.* 2008; 3:1-13.
Griffiths CJ *et al.* Resurrecting extinct interactions with extant substitutes. *Current Biology.* 2011; 21:1-4.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **Os mutualismos podem melhorar a aquisição de água, nutrientes e locais para viver.** Os mutualismos podem ser classificados como generalistas, que interagem com muitas espécies, ou especialistas, os quais interagem com poucas outras espécies. Quando ambas as espécies necessitam uma da outra para persistir, elas são mutualistas obrigatórios. Se a interação é benéfica, porém não crítica para a persistência de qualquer espécie, elas são mutualistas facultativas. Os mutualismos para recursos incluem as algas e os fungos que compõem os liquens e os corais e as zooxantelas que constroem os recifes de corais. As plantas também participam nesse tipo de mutualismo ao interagir com fungos endomicorrizais, fungos ectomicorrizais e bactérias *Rhizobium*. Na maioria dos animais, os protistas conseguem desempenhar uma função importante na digestão dos alimentos. Outros animais constroem *habitats* que compartilham com outras espécies em troca de outros benefícios.

■ **Os mutualismos podem auxiliar na defesa contra inimigos.** As plantas fazem uso dos mutualismos defensivos de diversos modos, entre os quais se encontram mutualismos com insetos agressivos, como formigas, e com fungos endofíticos que produzem substâncias químicas prejudiciais aos herbívoros. Os animais que interagem como mutualistas para a defesa contra os inimigos englobam peixes limpadores que removem parasitas de peixes grandes e aves búfagas as quais retiram carrapatos de mamíferos.

■ **Os mutualismos podem facilitar a polinização e a dispersão de sementes.** Os polinizadores possibilitam que muitas espécies de plantas sejam fertilizadas e algumas desenvolvam atributos que favoreçam um tipo específico de polinizador. Quando isso ocorre, as plantas e os polinizadores conseguem coevoluir. Diversas plantas também dependem do mutualismo para dispersar as suas sementes. Em alguns casos, as sementes são dispersadas como resultado do seu armazenamento, pelos animais, longe da planta mãe. Em outros casos, os animais consomem o fruto das plantas e as sementes são dispersadas após passarem pelo seu sistema digestório.

■ **Os mutualismos podem ser alterados quando as condições mudam.** Embora os mutualismos beneficiem todas as espécies na interação, um mutualismo positivo pode ser alterado para uma interação neutra ou negativa quando as condições mudam. Em alguns casos, as espécies podem responder a trapaceiros em um mutualismo ao recompensar apenas os indivíduos que fornecem benefícios em troca.

■ **Os mutualismos podem afetar as comunidades.** Os mutualismos podem aumentar ou diminuir a abundância das espécies participantes. Um mutualista ausente pode causar a eliminação completa de outra espécie, afetando, assim, a distribuição de uma espécie. Os mutualistas também podem interferir nas comunidades, seja ao alterar diretamente o número de espécies ou iniciar uma cadeia de interações por meio de uma comunidade. No nível do ecossistema, os mutualistas também podem sofrer efeitos como o movimento de nutrientes em produtores e aumento da biomassa total de produtores.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Compare e confronte os mutualistas obrigatórios e os mutualistas facultativos.

2. Qual é a diferença entre fungos endomicorrizais e ectomicorrizais?

3. Qual é a função dos mutualistas protozoários nos sistemas digestórios dos cupins?

4. Se uma espécie fornece um *habitat* como parte de uma relação mutualista, qual é o provável efeito sobre a abundância e a distribuição da outra espécie?

5. Explique como as formigas e os pés de acácia preenchem a definição de uma relação mutualista.

6. Se peixes limpadores consomem parasitas e escamas de peixes maiores, o que determina se a interação é melhor classificada como mutualismo ou parasitismo?

7. Como a seleção natural pode favorecer a evolução de tamanhos, formatos e cores de flores que atraem um grupo específico de polinizadores?

8. Explique por que uma planta não torna o seu fruto muito colorido antes que as sementes estejam totalmente desenvolvidas.

9. O que pode impedir uma espécie em um mutualismo de obter os benefícios de uma parceira sem fornecer um benefício em troca?

10. Além de afetar a abundância das espécies, quais outros níveis da ecologia podem ser afetados por um mutualismo?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | A função ecossistêmica dos fungos

Anteriormente neste capítulo, observamos que, quando os pesquisadores manipularam o número de espécies de fungos micorrizais, havia uma diversidade de efeitos sobre o ecossistema, incluindo um aumento no fósforo total que se acumulou nas plantas (ver Figura 17.22). Com a utilização dos dados na tabela, calcule as médias e os erros padrão em relação à quantidade de fósforo que os pesquisadores encontraram permanecendo no solo. Usando esses valores, plote a relação entre o número de espécies fúngicas e a quantidade de fósforo no solo.

NÚMERO DE ESPÉCIES FÚNGICAS	FÓSFORO REMANESCENTE NO SOLO (mg de P/kg de SOLO)
0	16
0	15
0	17
2	11

2	10
2	12
4	9
4	10
4	8
8	4
8	6
8	5
14	4
14	3
14	5

*N.T. Milhões de anos.

CAPÍTULO 18

Estrutura da Comunidade

As aranhas de teias. Como aranhas sociais, os indivíduos dóceis e agressivos trabalham juntos para construir teias maciças que capturam uma grande diversidade de presas, incluindo os gafanhotos. (Fotografia de Alexander Wild.)

Uma Teia de Interações nas Aranhas Sociais

Se alguma vez você já tiver caminhado por uma floresta ou campo, sem dúvida deve ter visto uma aranha pendurada em uma teia, esperando por algum inseto distraído passar por ali. A maioria das aranhas vive vidas solitárias, exceto na ocasião em que se acasalam. Contudo, algumas espécies de aranhas sociais vivem em grandes grupos compostos de milhares de aranhas. Estas constroem teias que são tipicamente de 1 a 4 m de largura e, ocasionalmente, montam teias maciças de até 100 m de largura. Essas teias são tão grandes que uma única teia pode funcionar como *habitat* para mais de 100 espécies de invertebrados, que incluem muitas outras espécies de aranha.

As interações que ocorrem em uma teia como essa são diversas. Algumas das espécies que se juntam à comunidade de invertebrados são aranhas que capturam presas. Os restos que deixam para trás podem ser consumidos pela espécie que constrói a teia. Outras espécies que se juntam à comunidade são predadoras das construtoras de teia. Além disso, as aranhas que constroem e mantêm a teia têm atributos comportamentais específicos. Por exemplo, as teias da aranha *tangle web spider* (*Anelosimus studiosus*), que vive em áreas ripárias, do nordeste dos EUA até o sul da Argentina, são habitadas quase que inteiramente por fêmeas. Estas têm diferentes personalidades; algumas são bastante agressivas,

enquanto outras são dóceis. Os indivíduos agressivos são melhores para capturar presas e defenderem-se contra predadores, enquanto dóceis gastam mais do seu tempo construindo a maciça teia.

> **"Algumas espécies de aranhas sociais vivem em grandes grupos que montam teias maciças de até 100 m de largura."**

A composição da comunidade de aranhas e os atributos comportamentais específicos das que constroem a teia influenciam quanto tempo a comunidade pode persistir. Embora os indivíduos dóceis cresçam e se reproduzam melhor com outras espécies de aranhas, as colônias contendo somente indivíduos dóceis acabam por extinguir-se em curto espaço de tempo. Em 2012, pesquisadores descobriram que a taxa de extinção mais alta nas teias contendo aranhas dóceis está relacionada com a diversidade dos gêneros das outras aranhas que vivem na teia. Quando há um número maior de gêneros delas, é mais provável que a teia contenha tipos predadores das fêmeas dóceis; os gêneros predadores em última instância levarão as fêmeas dóceis à extinção.

Por outro lado, as teias que contêm uma proporção mais alta de fêmeas agressivas mantêm com sucesso uma diversidade mais baixa de gêneros de aranha, porque elas atacam novas aranhas que tentem intrometer-se. Em consequência, essas teias têm menos probabilidade de conter gêneros de aranhas predadoras. Por fim, uma mistura de aranhas dóceis e agressivas obtém o melhor equilíbrio entre a necessidade de capturar e subjugar presas e a necessidade de evitar muitas interações agressivas.

Teia maciça das aranhas sociais. As aranhas de teia *tangle web spider* vivem em grandes grupos sociais que constroem teias maciças. Esta teia maciça descoberta no lago do Parque Estadual Tawakoni, no Texas, foi construída pela aranha de teia *tangle web spider* e mais de 50 outras espécies de aranha. Tais teias servem como *habitat* para uma grande diversidade de invertebrados.(Fotografia de Tom Pennington/Fort Worth Star-Telegram/MCT/Landov.)

A teia das aranhas sociais é tanto uma teia física que captura presas quanto uma rede de interações de espécies. O resultado dessas interações depende não apenas das espécies específicas, mas também dos atributos dos indivíduos. Neste capítulo, veremos como a interação de espécies e as condições ambientais influenciam tanto o número de espécies quanto a abundância de cada uma. Examinaremos como algumas espécies têm efeitos desproporcionais sobre a diversidade de uma comunidade.

Fontes: Pruitt JN, Ferrari MCO. Intraspecific trait variants determine the nature of interspecific interactions in a habitat-forming species. *Ecology* 2011; 92:1902-8.
Pruitt JN *et al*. Behavioural trait variants in a habitat-forming species dictate the nature of this interactions with and among heterospecifics. *Functional Ecology* 2012; 26:29-36.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- As comunidades podem ter fronteiras definidas ou graduais.
- A diversidade de uma comunidade incorpora tanto o número quanto a abundância relativa das espécies.
- A diversidade de espécies é afetada pelos recursos, diversidade de *habitat*, espécies-chave e perturbação.
- As comunidades são organizadas em teias alimentares.

- As comunidades respondem às perturbações com resistência, resiliência ou revezando entre estados estáveis alternativos.

▶ No Capítulo 1, definimos uma comunidade como um conjunto de espécies que vivem juntas em uma área específica. Também discutimos como os ecólogos que trabalham no nível da comunidade focalizam-se em uma multitude de interações de espécies, e como essas interações afetam o número de espécies e o tamanho populacional relativo de cada uma. Nos Capítulos 14 ao 17, discutimos os grandes tipos de interações de espécies. Estamos, agora, prontos para expandir nossa compreensão das comunidades nas quais essas interações acontecem. Neste primeiro de dois capítulos sobre as comunidades ecológicas, examinaremos a estrutura da comunidade, que inclui a sua composição de espécies, a abundância relativa de cada espécie e as relações entre elas. Começaremos focados em um debate clássico sobre se as comunidades são entidades distintas ou não. Examinaremos, então, como os ecólogos quantificam os padrões de diversidade de espécie nas comunidades com base no número de espécies e na abundância relativa de cada uma na comunidade. Todas essas espécies funcionam como produtoras e consumidoras em uma *teia alimentar*, que ajuda a determinar o número de espécies, abundância relativa delas e a estabilidade da comunidade.

As comunidades podem ter fronteiras definidas ou graduais

Para compreendermos as comunidades ecológicas, primeiro precisamos entender como as comunidades mudam pela paisagem e de que modo elas estão classificadas. Como veremos, devido a muitas espécies deslocarem-se entre as comunidades, definir fronteiras em torno de uma comunidade pode ser difícil. Por exemplo, muitas aves migram toda primavera e todo outono, e os anfíbios passam sua vida larval nas comunidades aquáticas e sua vida adulta nas terrestres. Nesta seção, discutiremos as fronteiras das comunidades e investigaremos como elas são afetadas quando suas fronteiras são definidas ou graduais.

ZONEAMENTO DA COMUNIDADE

Uma das características mais notáveis das comunidades é que a composição das espécies da comunidade muda à medida que nos movemos pela paisagem. Com a mudança nas condições ambientais, algumas espécies tornam-se mais capazes de sobreviver e competir. Por exemplo, se você caminhasse da base até o cume de uma montanha nas montanhas de Santa Catalina, no Arizona, observaria mudanças notáveis na vegetação, como ilustrado na Figura 18.1. Na base das montanhas, você primeiro encontraria plantas adaptadas ao deserto, incluindo o arbusto-de-coelho (*Franseria deltoidea*) e o arbusto creosoto. Conforme começasse a subir a montanha, encontraria gramíneas, alguns arbustos, como o "arbusto-dourado" (*Haplopappus laricifolius*) e uns poucos carvalhos dispersos. À medida que se aproximasse do cume da montanha, chegaria em uma floresta de pinheiros-ponderosa e pinheiros-brancos do sudoeste (*Pinus strobiformis*), seguido por uma floresta contendo o abeto-de-engelmann (*Picea engelmanni*), abeto-branco (*Abies concolor*) e o abeto-subalpino. As zonas nas quais cada espécie floresce refletem os intervalos diferentes de tolerância para temperatura e umidade disponíveis, assim como diferentes capacidades para competir com outras espécies. Há mudanças semelhantes nas espécies de animais que vivem em diferentes altitudes nas montanhas. As mudanças nas plantas e nos animais em diferentes altitudes criam alterações contínuas na composição da comunidade, desde a base das montanhas até os picos mais altos.

O zoneamento também ocorre em comunidades aquáticas, como mostrado na Figura 18.2. Vimos um exemplo disso no Capítulo 16, quando discutimos a competição entre espécies de cracas nas costas rochosas da Grã-Bretanha. Devido à combinação de competição e resistência à dessecação, cracas estreladas vivem na zona entremarés superior e as cracas rochosas na zona entremarés inferior. A ocupação de zonas diferentes é um padrão que se repete entre as diversas variedades de espécies das comunidades entremarés. Por exemplo, descobrimos que as florestas de *kelps* ocupam a área abaixo da zona entremarés, e diversas variedades de algas, mexilhões, anêmonas, cracas rochosas e caranguejos ermitões ocupam as zonas entremarés inferior e médio. Na zona entremarés superior, encontramos lapas, que são um tipo de grastrópode, e cracas estrelares. Mais acima na costa, uma área conhecida como zona de *splash* é lar para mais lapas e um tipo de caracol conhecido como caramujo (*Littonina littorea*). Como verificamos no caso das duas espécies de cracas, a distribuição de espécies nas zonas diferentes da costa reflete uma combinação de tolerância às condições abióticas em mutação e o resultado das interações de espécies que incluem a competição, a predação e a herbivoria.

CLASSIFICAÇÃO DAS COMUNIDADES

Os ecólogos geralmente classificam as comunidades da mesma maneira como fazem com os biomas – ou pelos seus organismos dominantes, ou pelas suas condições físicas que afetam a distribuição de espécies. Na América do Norte, por exemplo, podemos examinar uma comunidade de floresta de fagáceas-bordo em Ontário, uma comunidade de savana de pinheiros na Virgínia, ou uma comunidade de arbustos no Wyoming. Cada uma dessas comunidades é denominada pelas

plantas dominantes ali existentes. Nos sistemas aquáticos, podemos focalizar as características físicas – como uma comunidade de riacho, de lago, ou de alagados – ou o grupo dominante de organismos naquele sistema, como uma comunidade de recifes de coral.

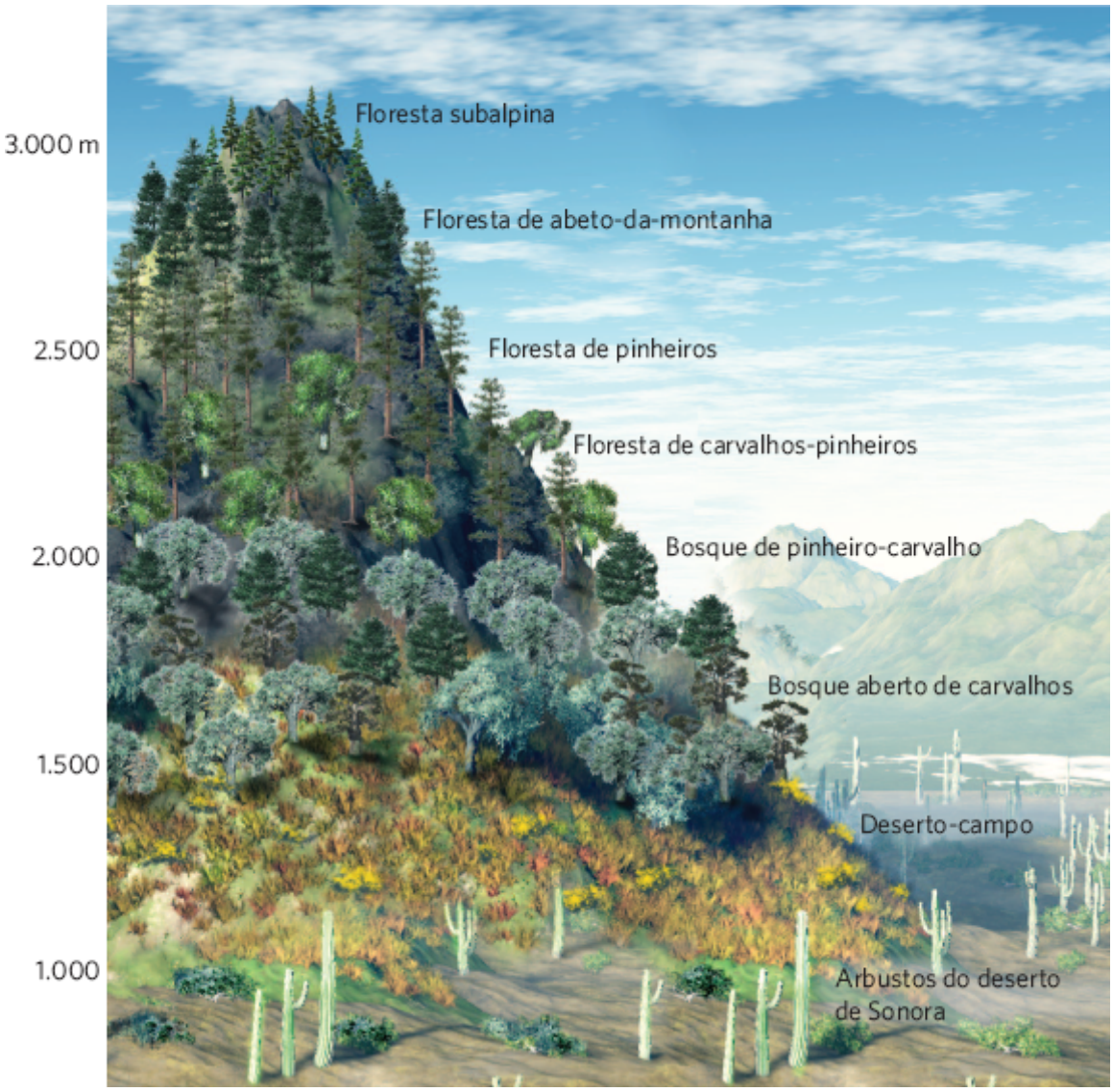


Figura 18.1 Zonas nas comunidades terrestres. À medida que subimos as montanhas de Santa Catalina no Arizona, a vegetação muda de deserto arbustivo para árvores grandes.

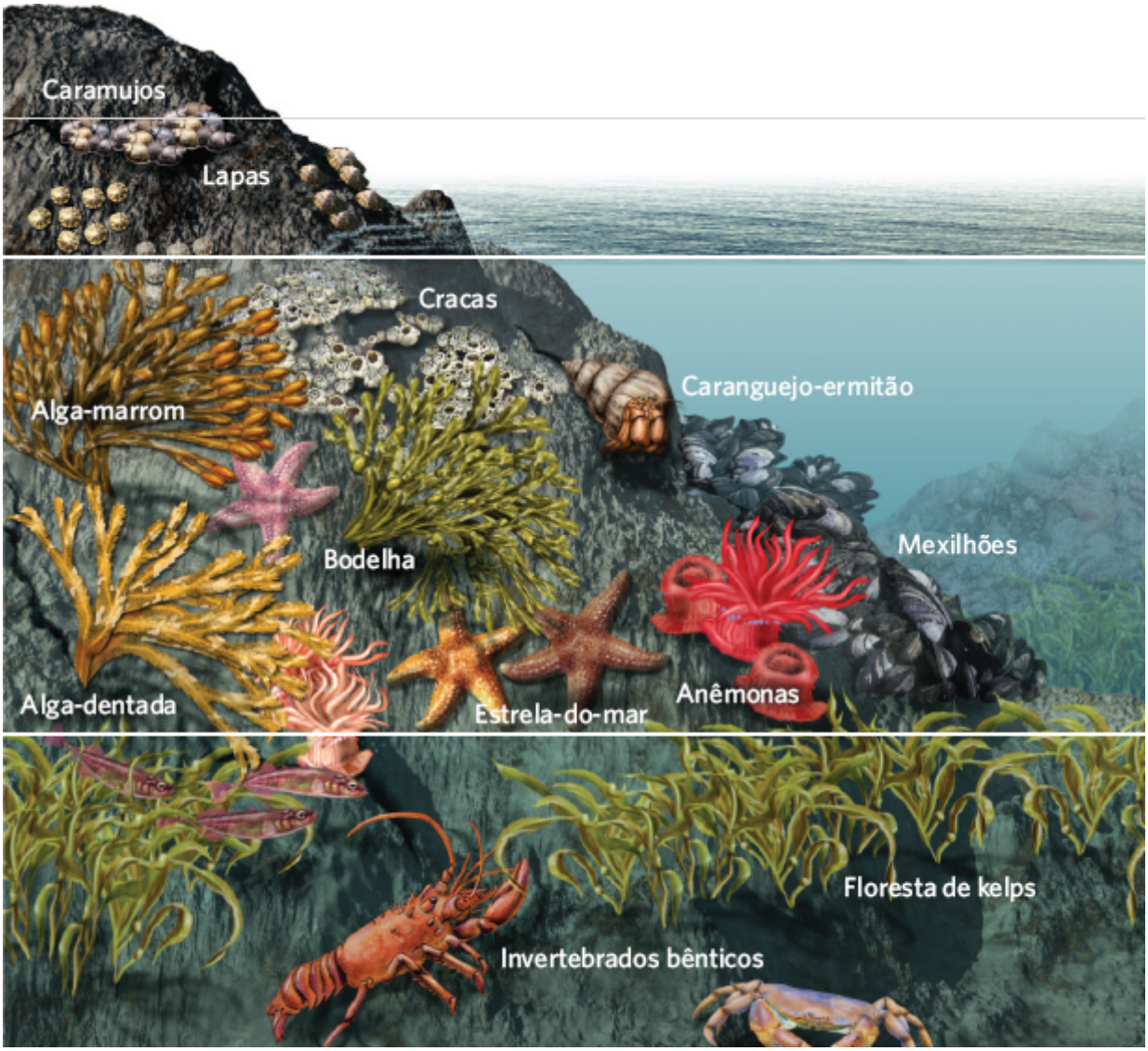


Figura 18.2 Zoneamento das comunidades ao longo das costas oceânicas. À medida que nos movemos das águas profundas para as rasas na costa rochosa do nordeste da Inglaterra, a composição das espécies das comunidades muda dramaticamente.

Quando os ecólogos estudam uma comunidade, eles raramente estudam todas as espécies na comunidade, o que poderia chegar a centenas ou milhares, mas, em vez disso, focalizam-se em um subconjunto de espécies que vivem em uma determinada área. Por exemplo, pesquisadores estudando uma comunidade de alagado poderiam estudar somente as bactérias, as algas, os caracóis, os crustáceos, os insetos, os anfíbios, ou os peixes. Eles poderiam também examinar diversos desses grupos simultaneamente.

ECÓTONOS

Quando tentamos classificar as comunidades, fica claro que algumas delas têm fronteiras definidas que são ou naturais ou construídas por humanos. Por exemplo, a fronteira natural entre uma comunidade de lago e uma de floresta pode ser claramente traçada na margem da água. Essa fronteira existe porque há uma mudança abrupta nas condições ambientais à medida que saímos de uma comunidade e entramos na outra. Mudanças abruptas semelhantes nas condições ambientais ocorrem, por exemplo, quando há uma mudança súbita no tipo de solo devido à geologia subjacente de uma área, ou quando um indivíduo se move da face norte para as encostas da face sul das montanhas, as quais apresentam grandes diferenças na temperatura e umidade. Os humanos podem também criar fronteiras distintas de comunidades. Ou seja, uma área de floresta que foi desmatada para agricultura cria uma fronteira nítida entre a comunidade de campo e a de floresta. Mudanças súbitas nas condições ambientais em uma distância relativamente curta, acompanhadas de uma grande mudança na composição das espécies, criam uma fronteira conhecida como **ecótono** (Figura 18.3). Embora algumas espécies movimentem-se entre as comunidades adjacentes que se unem para formar o ecótono, a maioria das espécies que vive em uma das comunidades dispersa-se para dentro do ecótono. Em consequência, os ecótonos normalmente sustentam um grande número de espécies, incluindo as dos *habitats* adjacentes e aquelas adaptadas às condições especiais do ecótono.

Ecótono Uma fronteira criada por mudanças súbitas nas condições ambientais em uma distância relativamente curta, acompanhadas por uma grande mudança na composição das espécies.

Figura 18.3 Ecótonos. Os ecótonos são regiões nas quais duas comunidades juntam-se com uma fronteira relativamente definida, indicada por uma rápida substituição de espécies. Este ecótono, no Greater Sudbury, Ontário, Canadá, ocorre onde uma floresta e um campo encontram-se. (Fotografia de Don Johnston/age photostock.)

Uma forma de documentar a existência de um ecótono é usar um levantamento de transecção para determinar as abundâncias das diferentes espécies ao longo de um gradiente ambiental. Quando há um ecótono, esperamos observar mudanças súbitas na distribuição das espécies à medida que deixamos uma comunidade e entramos na adjacente. Um exemplo pode ser encontrado nas comunidades de plantas sobre solos serpentinos. Estes solos são derivados da rocha subjacente, que contém metais pesados como o níquel, o cromo e o magnésio, os quais são tóxicos para muitas plantas. Os afloramentos rochosos de serpentinos existem em pequenas manchas pela paisagem em muitas partes diferentes do mundo. Os solos serpentinos são tipicamente pobres em nutrientes como o nitrogênio e o fósforo. Devido às condições inóspitas, a maioria das espécies de planta não consegue sobreviver nos solos serpentinos, embora algumas espécies tenham desenvolvido uma capacidade para tolerá-los (Figura 18.4).

Em um estudo no sul do Oregon, pesquisadores conduziram um levantamento por meio de transecções que se estendeu de solos não serpentinos até os serpentinos. Eles mediram as concentrações de diversos metais e quantificaram inúmeras plantas. As concentrações de cromo, níquel e magnésio, todas aumentaram na passagem dos solos não serpentinos para os serpentinos, como é possível ver na metade inferior da Figura 18.5. Quando examinaram a distribuição das plantas, como mostrado na metade superior da figura, descobriram que espécies como o carvalho-negro (*Quercus kelloggii*) e o carvalho-venenoso (*Rhus diversiloba*) não cresceram no solo serpentino, enquanto o carvalho-vivo-do-cânion (*Quercus chrysolepis*) e a "tasna" (*Senecio integerrimus*) foram encontrados quase inteiramente no ecótono onde os dois solos juntam-se, e as espécies como a erva-de-fogo (*Epilobium minutum*) e a "erva-de-bicho" (*Polygonum douglasii*) foram verificadas somente nos solos serpentinos. Essas espécies apresentam fronteiras distintas à medida que nos movemos pelo gradiente de solos dos não serpentinos para os serpentinos. Como se pode observar nos dados de transecção, umas poucas espécies como as hierácias (*Hieracium albiflorum*) e a festuca (*Festuca californica*) foram encontradas ao longo de todo o gradiente. Desses dados, podemos concluir que, enquanto algumas espécies são fortemente restritas aos solos serpentinos ou não serpentinos, o maior número de espécies ocorre dentro do ecótono.

Figura 18.4 Solos serpentinos. Nas áreas em que rochas serpentinas emergem até a superfície, os solos contêm baixas concentrações de nutrientes e altas concentrações de metais como o níquel, o cromo e o magnésio. Neste local no norte da Califórnia, a floresta abruptamente termina onde os solos serpentinos começam, porque as árvores não são capazes de sobreviver nos solos serpentinos. (Fotografia de Julie Kierstead Nelson.)

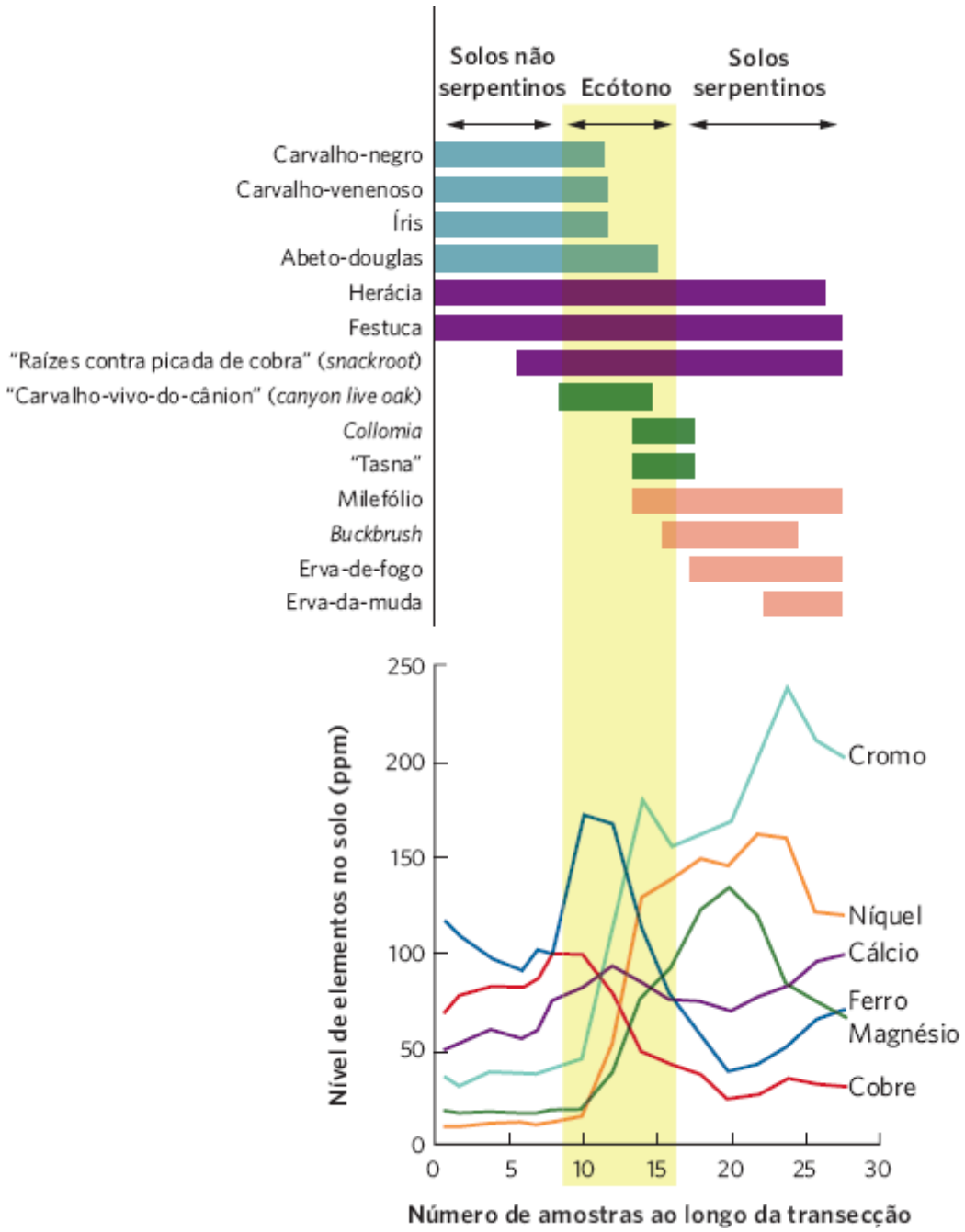


Figura 18.5 Linha de transecção de solos serpentinos e não serpentinos. À medida que nos movemos ao longo da transecção, a concentração de metais no solo apresenta um aumento repentino no meio do caminho ao longo da transecção. A existência de espécies de plantas ao longo do gradiente, como indicado pelas barras, demonstra que algumas delas vivem principalmente em solos não serpentinos (mostradas em azul), umas poucas, especialmente no ecótono (em verde) e diversas, sobretudo nos serpentinos (em rosa). Três dessas espécies são capazes de viver ao longo de toda a transecção (em roxo). (Dados de White CD. Vegetation-Soil Chemistry Correlations in Serpentine Ecosystems [PhD Dissertation]. University of Oregon, 1971.)

COMUNIDADES COM INTERDEPENDÊNCIA VERSUS DISTRIBUIÇÕES DE ESPÉCIES INDEPENDENTES

Como temos notado, uma comunidade é frequentemente descrita pela espécie dominante que vive nela. Embora saibamos que as espécies interagem umas com as outras, por muitos anos, os ecólogos questionaram-se se as espécies em uma comunidade foram encontradas juntas porque elas dependiam umas das outras ou porque tinham necessidades de *habitat* semelhantes.

As **comunidades interdependentes** são aquelas em que as espécies dependem umas das outras para existir. No caso das aranhas sociais, por exemplo, as diversas espécies de aranhas determinam o crescimento e a reprodução de todas as aranhas, além da duração de vida da comunidade. No início do século 20, o ecólogo de plantas Frederic Clements propôs que a maioria das comunidades funciona como comunidades interdependentes e como um *superorganismo*. Ele comparou cada espécie com as diferentes partes do corpo de um organismo, todas as quais precisam umas das outras para sobreviver.

As **comunidades independentes** são aquelas em que as espécies não dependem umas das outras para existir. Elas são compostas de espécies que vivem no mesmo lugar, pois têm adaptações e requisitos de nutrientes semelhantes. Embora cada espécie tenha um intervalo um tanto quanto diferente de condições sob as quais pode viver, a comunidade que

encontramos em um dado local reflete a sobreposição de intervalos nos quais as espécies coexistem nele. Em outras palavras, os requisitos de *habitats* semelhantes acontecem para pôr diversas espécies no mesmo lugar e ao mesmo tempo. O ecólogo de plantas Henry Gleason rejeitou a metáfora do superorganismo de Clements e propôs que a maioria das comunidades consiste em espécies com distribuições independentes.

Comunidades interdependentes Comunidades em que as espécies dependem umas das outras.

Comunidades independentes Comunidades em que as espécies não dependem umas das outras para existir.

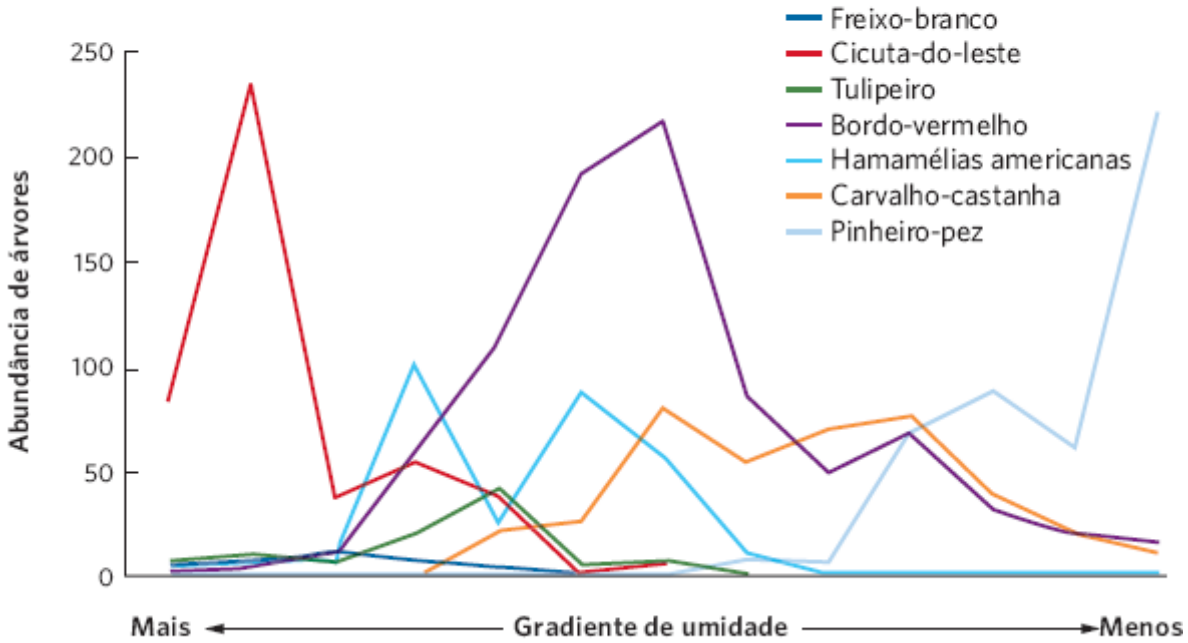
Diferenciação entre espécies interdependentes e independentes

Como podemos determinar se uma comunidade é composta de um grupo de espécies interdependentes ou independentes? Uma abordagem tem sido usada nos estudos de transecções lineares. Se as distribuições de espécies são independentes, deveríamos ser capazes de observar mudanças graduais na composição das espécies à medida que nos movemos ao longo de transecção linear. Cada espécie aparecerá e desaparecerá em pontos diferentes ao longo do transecção por causa dos requisitos únicos de *habitat* de cada uma.

Um estudo clássico usando essa abordagem foi conduzido durante a década de 1950 por Robert Whittaker, que fez o levantamento das distribuições de espécies de plantas nas *Great Smoky Mountains*, na fronteira entre o Tennessee e a Carolina do Norte (Figura 18.6A). Em diferentes altitudes que variam em temperatura e umidade, ele calculou o número de talos de cada espécie de planta. Como é possível ver na Figura 18.6B, espécies diferentes aparecem e desaparecem em diferentes pontos ao longo do gradiente de umidade, e cada uma delas alcança seu pico de abundância em pontos diferentes. Esse estudo e outros de Whittaker proporcionaram uma forte evidência de que quando as condições ambientais mudam gradualmente ao longo de um gradiente, as espécies na comunidade normalmente apresentam mudanças graduais na abundância que são independentes umas das outras.

Observar a distribuição de espécies ao longo de gradientes ambientais é uma maneira de testar a independência das distribuições de espécies. Contudo, mesmo quando vemos mudanças repentinas nas distribuições de espécies, não podemos estar certos se as mesmas em uma comunidade são independentes ou interdependentes. Uma transição abrupta pode refletir uma mudança do mesmo modo nas condições abióticas, em que muitas espécies simplesmente não podem existir sob condições modificadas. Por exemplo, os peixes e outros organismos aquáticos não estão restringidos a viver em um lago porque eles são necessariamente interdependentes; estão restritos ao lago porque não têm adaptações para viver na terra. Para determinar se as espécies são interdependentes, e, portanto, dependem umas das outras para sua existência, precisamos examinar quão bem as espécies se saem quando as outras são removidas. Se as espécies dependem umas das outras para persistir, então remover uma da comunidade pode fazer com que outra naquela comunidade decline. Caso elas não precisem umas das outras para persistir, logo remover uma espécie deveria deixar as outras não afetadas, ou mesmo melhorar a aptidão delas se competissem com a que está sendo removida.

A



B

Figura 18.6 Distribuição de espécies independentes. **A.** As *Great Smoky Mountains* contêm uma mudança na composição das espécies de plantas com a variação na elevação e umidade do solo. **B.** Quando um levantamento de árvores foi conduzido ao longo do gradiente de umidade em um intervalo de altitude entre 1.067 e 1.372 m, os pesquisadores descobriram que cada espécie tem sua abundância máxima e aparece e desaparece em pontos diferentes ao longo do gradiente. Isso levou os pesquisadores a rejeitarem a hipótese de que as comunidades de plantas são entidades distintas, nas quais a existência de uma espécie depende de outra ou mais espécies. (Dados de Whittaker RH. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs.* 1956; 261-80. Fotografia de Chuck Summers/Contemplative Images.)

Estudos recentes têm crescentemente descoberto que algumas espécies de fato dependem umas das outras para persistir, particularmente nas comunidades que passam por condições ambientais duras, como temperaturas ou umidades extremamente altas ou baixas. Por exemplo, em um grande experimento conduzido em 11 lugares por todo o mundo, os pesquisadores examinaram como 115 espécies de plantas cresciam em altitudes elevadas ou baixas nos biomas da tundra alpina e se elas respondiam quando uma espécie vizinha era removida. Os pesquisadores, então, mediram o percentual de plantas que sobreviveram, bem como o percentual das que produziram flores. Remover plantas vizinhas em locais de baixa altitude causou um aumento na sobrevivência das plantas remanescentes, como mostrado na Figura 18.7A. Isso também provocou um aumento no percentual de plantas que produziam flores ou frutos, o que pode ser visto na Figura 18.7B. Por outro lado, remover plantas vizinhas em sítios de altitude elevadas ocasionou um decréscimo tanto na sobrevivência das plantas remanescentes quanto no percentual de plantas que produziam flores. As que viviam sob as condições mais duras de altitudes mais elevadas foram beneficiadas pela espécies vizinhas, porque estas reduziam os ventos fortes, proporcionavam sombra ou ofereciam proteção contra herbívoros. Esses experimentos ensinaram aos ecólogos que, embora a maioria das

comunidades pareçam ser compostas de espécies com distribuições independentes, aquelas vivendo sob condições ambientais duras frequentemente dependem de outras na comunidade.

A diversidade de uma comunidade incorpora tanto o número quanto a abundância relativa das espécies

Para compreender os processos que influenciam a estrutura e o funcionamento das comunidades, precisamos quantificar como elas diferem de um lugar para o outro. Nesta seção, examinaremos padrões da **riqueza de espécies**, que se refere ao número delas em uma comunidade. Também examinaremos os padrões na abundância de indivíduos para cada espécie e investigaremos como os ecólogos medem a diversidade de espécies em uma comunidade em termos de riqueza e abundância. Isso é uma questão importante, pois os ecólogos geralmente querem comparar as diversidades de espécies entre as comunidades, ou avaliar os efeitos das atividades humanas sobre a abundância individual e a diversidade de espécies em uma comunidade.

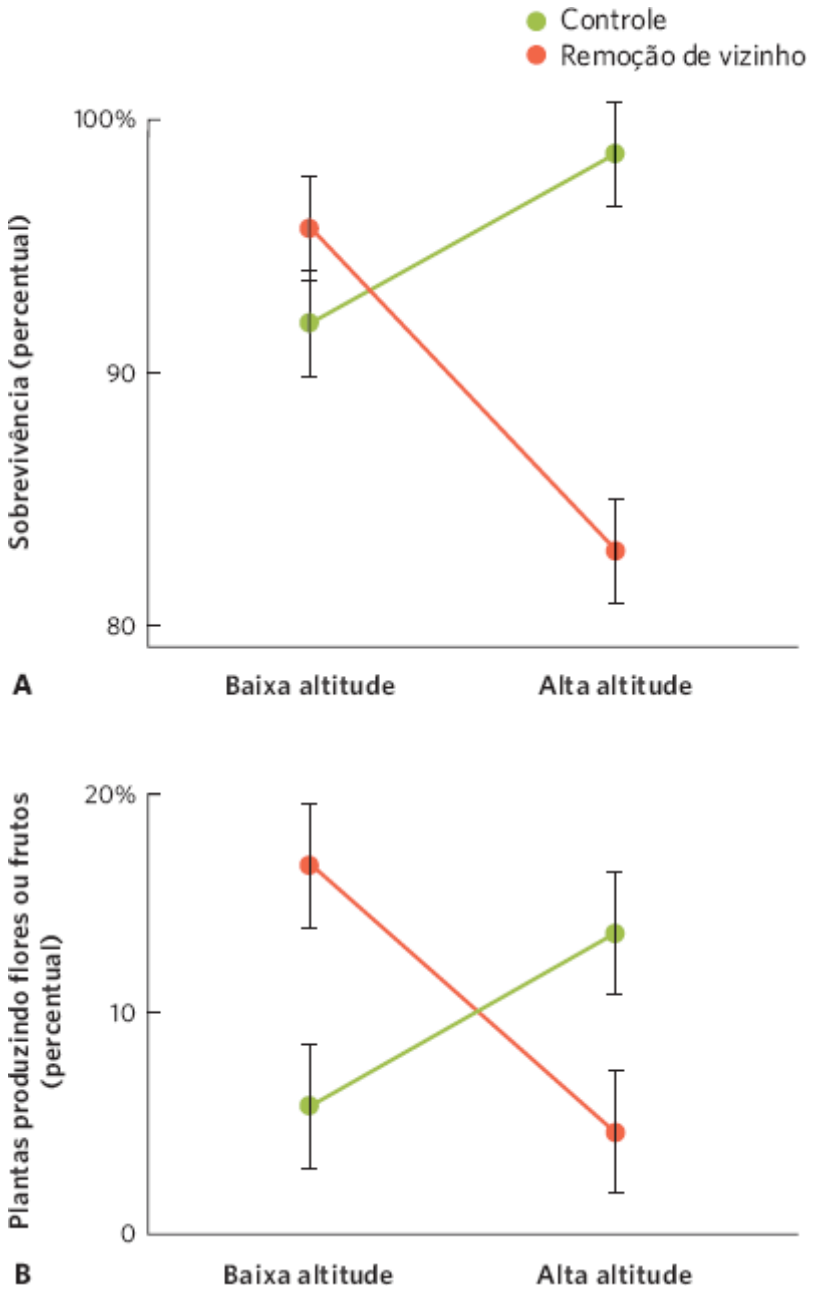


Figura 18.7 Interdependência de espécies sob condições ambientais extremas. Nos biomas de tundra-alpina por todo o mundo, os pesquisadores mediram como as plantas em altitudes baixas e altas responderam à remoção de plantas vizinhas em termos de (**A**) sobrevivência e (**B**) percentual de plantas que produziam flores. Nas altitudes baixas, a remoção de vizinhos fez com que as plantas sobrevivessem melhor e produzissem mais flores ou frutos, o que sugere competição entre elas. Nas altitudes mais altas, a remoção de vizinhos fez as plantas sofrerem uma redução de sobrevivência e produção de flores, o que indica que as plantas naquela comunidade funcionam como facilitadoras umas para as outras. As barras de erro são desvios padrão. (Dados de Callaway RM *et al.* Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. 2002; 417:844-8.)

Riqueza de espécies Refere-se ao número de espécies em uma comunidade.

PADRÕES DE ABUNDÂNCIA ENTRE AS ESPÉCIES

A abundância pode ser examinada em termos absolutos ou em relação às outras espécies. A **abundância relativa** é a proporção de indivíduos em uma comunidade representada por cada espécie. Quando os ecólogos contam o número de indivíduos em uma comunidade, eles geralmente descobrem que somente umas poucas espécies têm baixa ou alta abundância, enquanto a maioria apresenta abundância intermediária. Frank Preston desenvolveu um meio de visualizar esse padrão em uma série de artigos clássicos, nos quais examinou a variação na abundância de espécies diferentes. Por exemplo, Preston averiguou a abundância de espécies diferentes de aves próximo a Westerville, Ohio, e plotou suas abundâncias, como mostrado na Figura 18.8A. Ele descobriu que somente umas poucas espécies de aves na comunidade tinham menos de 2 indivíduos ou mais do que 100 indivíduos; a maioria tinha de 4 a 64 indivíduos.

Para criar esses gráficos, Preston usou o eixo *y* a fim de representar o número de espécies e o eixo *x*, o número de indivíduos que formam cada espécie. A chave para visualizar os padrões de abundância nas comunidades foi usar categorias de abundância, por exemplo, < 2, de 2 a < 4, de 4 a < 8, de 8 a < 16, e assim por diante. Quando essas categorias foram plotadas em uma escala $\log_2$, o primeiro valor de cada categoria transformou-se em 0, 1, 2, 3 etc. Os dados plotados dessa forma produzem uma distribuição normal, ou curva em forma em sino, tal que umas poucas espécies têm alta abundância, muitas espécies encontram-se com abundância moderada e umas poucas apresentam baixa abundância. Uma distribuição normal que usa uma escala logarítmica do eixo *x* é uma **distribuição log-normal**.

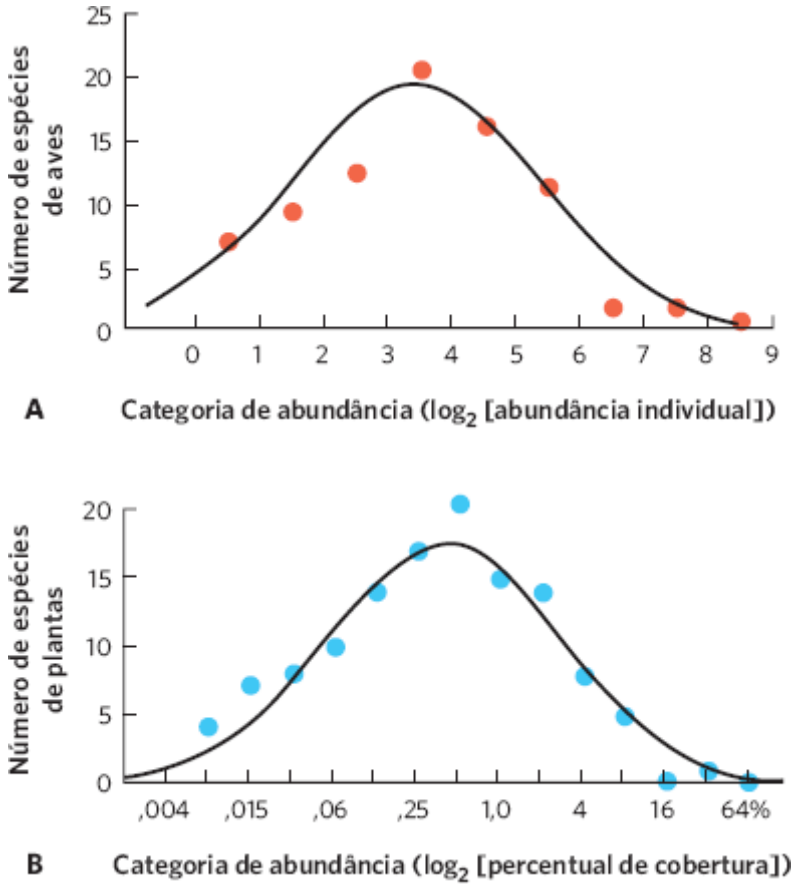


Figura 18.8 Distribuições log-normais da abundância de espécies. As distribuições log-normal são encontradas ao plotar as categorias de abundância de cada espécie em uma escala $\log_2$ e então plotar o número de espécies que contém cada categoria de abundância. **A.** Um levantamento de 10 anos de aves em Westerville, Ohio, descobriu que poucas espécies apresentam abundância extremamente baixa ou alta; a maioria tem abundâncias intermediárias. **B.** Uma pesquisa de plantas do deserto no Arizona mediu a abundância usando o percentual de cobertura de cada espécie, em vez do número de indivíduos, e descobriu uma distribuição similar log-normal. (Dados de (A) Preston FW. The canonical distribution of commonness and rarity. Part I *Ecology.* 1962; 43:185-215; (B) Whitaker RH. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*. 1965; 147:250-60.)

As distribuições log-normal de abundância de espécies podem ser encontradas em uma ampla variedade de comunidades e grupos taxonômicos. Por exemplo, Robert Whittaker levantou plantas do deserto e mediu a abundância delas quantificando o percentual de cobertura de vegetação que cada uma proporcionava. Quando plotou a cobertura percentual em uma escala $\log_2$, a qual se pode ver na Figura 18.8B, ele também descobriu uma distribuição log-normal de abundância. Muitos estudos desde o trabalho clássico de Preston têm também observado distribuições log-normal das abundâncias das espécies.

CURVAS DE ABUNDÂNCIA RANQUEADA

Outra maneira de visualizar a relação entre o número de espécies e a abundância relativa de cada uma é usar *curvas de abundância ranqueada*. As **curvas de abundância ranqueada** plotam a abundância relativa de cada espécie em uma comunidade em uma ordem de classificação desde a espécie mais abundante até a menos abundante. As curvas de abundância ranqueada são particularmente úteis quando queremos ilustrar como as comunidades diferem na riqueza de espécies e na *uniformidade de espécies*. A **uniformidade de espécies** é uma comparação da abundância relativa de cada espécie em uma comunidade. A maior uniformidade ocorre quando todas as espécies em uma comunidade têm abundância igual, e a menor quando uma espécie é abundante e todas as outras são raras. Para plotar uma curva de abundância ranqueada, nós classificamos cada espécie em termos de sua abundância; a espécie mais abundante recebe uma nota 1, a próxima mais abundante recebe uma nota 2, e assim por diante.

Considere duas comunidades hipotéticas: a comunidade A tem 5 espécies com abundâncias relativas de 0,5; 0,3; 0,1; 0,06 e 0,04, e a comunidade B apresenta 5 espécies com abundâncias relativas de 0,2; 0,2; 0,2; 0,2 e 0,2. Desses números, podemos ver que ambas as comunidades têm a mesma riqueza de espécies, mas a comunidade A contém uma uniformidade de espécies menor do que a comunidade B. Se plotamos esses dados como curvas de abundância ranqueada, criamos o gráfico mostrado na Figura 18.9A. Ambas as curvas estendem-se igualmente para a direita, o que confirma terem a mesma riqueza de espécie. Contudo, a inclinação da curva da comunidade A é consideravelmente maior do que a da comunidade B. Essa inclinação maior ocorre porque as cinco espécies na comunidade A variam de uma abundância relativa muito alta até uma muito baixa. Por outro lado, todas as 5 espécies na comunidade B têm abundâncias relativas iguais, que, quando plotadas, produzem uma linha reta e plana. As curvas de abundância ranqueada possibilitam-nos determinar rapidamente que comunidades têm maior riqueza de espécies e sua uniformidade.

Abundância relativa É a proporção de indivíduos em uma comunidade representada por cada espécie.

Distribuição log-normal Distribuição normal, ou em forma de sino, que usa uma escala logarítmica do eixo *x*.

Curva de abundância ranqueada Curva que plota a abundância relativa de cada espécie em uma comunidade na ordem da espécie mais abundante para a menos abundante.

Uniformidade de espécies Comparação da abundância relativa de cada espécie em uma comunidade.

Os ecólogos usam as curvas de abundância ranqueada para determinar como as comunidades diferem em riqueza e uniformidade. Por exemplo, pesquisadores no Brasil recentemente examinaram curvas de abundância ranqueada para lagartos através de diferentes *habitats* de floresta. Eles determinaram a abundância de todas as espécies de lagartos que puderam encontrar em suas buscas durante a claridade do dia. Classificaram cada espécie de lagarto com base na abundância e plotaram as classificações contra a abundância relativa de cada espécie, conforme apontado na Figura 18.9B. Como se pode ver na figura, a curva de abundância ranqueada para a floresta nativa estende-se bem mais longe para a direita do que a curva para os lagartos na plantação de eucalipto, traço indicativo de que a floresta nativa contém muito mais espécies de lagartos do que a plantação de eucalipto. Além disso, se considerarmos as inclinações das curvas pelas classificações que as duas comunidades têm em comum – das classes 1 a 5 –, vemos que a floresta nativa apresenta uma inclinação maior do que a curva para a plantação de eucalipto. Isso indica que a comunidade de lagartos na floresta nativa tem uma uniformidade menor do que a da plantação de eucalipto.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Cálculo da diversidade de espécies

Os ecólogos concordam que as comunidades com mais espécies e maior uniformidade têm maior diversidade de espécies. Embora as curvas de abundância ranqueada sejam uma maneira útil para visualizar as diferenças de riqueza e uniformidade entre as comunidades, elas não fornecem um valor específico para a diversidade de espécies. Para quantificar a diversidade em uma comunidade, precisamos de um método que represente a diversidade de espécies por um único valor. Ao longo dos anos, diversos índices de diversidade de espécies têm sido criados. Consideraremos os dois que são mais comuns e igualmente válidos: *índice de Simpson* e o *índice de Shannon*. Ambos os índices incorporam as riquezas de espécies, que abreviamos como *S*, e a uniformidade. Contudo, fazem isso de modo diferente.

Para ver como calculamos as diversidades de espécies com cada um dos índices, podemos começar com os dados de três comunidades para as quais temos a abundância absoluta para cada uma das espécies. Desses dados, podemos então calcular a abundância relativa para as cinco espécies na comunidade, denotado por p_i. Com a abundância relativa, é possível calcularmos tanto o índice de Simpson quanto o de Shannon.

O **índice de Simpson**, uma medida da diversidade de espécies, é dado pela seguinte fórmula:

$$\frac{1}{\sum_{i=1}^{s}(p_i)^2}$$

Em palavras, essa fórmula significa que nós elevamos ao quadrado cada um dos valores de abundância relativa, somamos esses valores e, então, tomamos o inverso dessa soma. Por exemplo, para a comunidade A, o índice de Simpson de diversidades de espécies é

$$\frac{1}{(0{,}24)^2 + (0{,}16)^2 + (0{,}08)^2 + (0{,}34)^2 + (0{,}18)^2} = \frac{1}{0{,}24} = 4{,}21$$

O índice de Simpson pode variar de valor mínimo de 1, que ocorre quando uma comunidade contém somente uma espécie, até um valor máximo igual ao número de espécies na comunidade. Esse valor máximo somente ocorre quando todas as espécies na comunidade têm abundâncias iguais.

O **índice de Shannon (*H'*)**, também conhecido como **índice de Shannon-Wiener**, é outra medida da diversidade de espécies dada pela seguinte fórmula:

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} (p_i)(\ln p_i)$$

ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES DIFERENTES DE MAMÍFEROS EM TRÊS COMUNIDADE

	COMUNIDADE A		COMUNIDADE B		COMUNIDADE C	
ESPÉCIES	ABUNDÂNCIA ABSOLUTA	ABUNDÂNCIA RELATIVA (p_i)	ABUNDÂNCIA ABSOLUTA	ABUNDÂNCIA RELATIVA (p_i)	ABUNDÂNCIA ABSOLUTA	ABUNDÂNCIA RELATIVA (p_i)
Ratos	24	0,24	20	0,20	24	0,25
Tâmia	16	0,16	20	0,20	24	0,25
Esquilo	8	0,08	20	0,20	24	0,25
Musaranho	34	0,34	20	0,20	24	0,25
Rato-do-campo	18	0,18	20	0,20	0	0,00
Abundância total	100	1,0	100	1,0	100	1,0
5	5	5	5	5	4	4

Em palavras, essa fórmula significa que nós multiplicamos cada um dos valores de abundância relativa pelo logaritmo natural dos valores de abundância relativa, somamos esses produtos e, então, tomamos o negativo desta soma. Por exemplo, na comunidade A, o índice de Shannon é

$$-[(0{,}24)(\ln 0{,}24) + (0{,}16)(\ln 0{,}16) + (0{,}08)(\ln 0{,}08) + (0{,}34)(\ln 0{,}34) + (0{,}18)(\ln 0{,}18)]$$

$$-[(-0{,}34) + (-0{,}29) + (-0{,}20) + (-0{,}37) + (-0{,}31)]$$

$$= 1{,}51$$

O índice de Shannon pode variar de um valor mínimo de 0, que representa uma comunidade com uma só espécie, até um valor máximo, o qual é o logaritmo natural do número de espécies na comunidade. Como vimos com o índice de Simpson, o valor de diversidade de espécies máximo ocorre quando todas as espécies na comunidade têm a mesma abundância relativa.

EXERCÍCIO Calcule o índice de Simpson e o índice de Shannon para as comunidades B e C. Com base em seus cálculos, como a uniformidade e a riqueza de espécies afeta os valores de cada índice?

Índice de Simpson Medida da diversidade de espécies, dada pela seguinte fórmula:

$$\frac{1}{\sum_{i=1}^{s}(p_i)^2}$$

Índice de Shannon (*H'*) Medida da diversidade de espécies, dada pela seguinte fórmula:

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} (p_i)(\ln p_i)$$

Também conhecido como **Índice de Shannon-Wiener.**

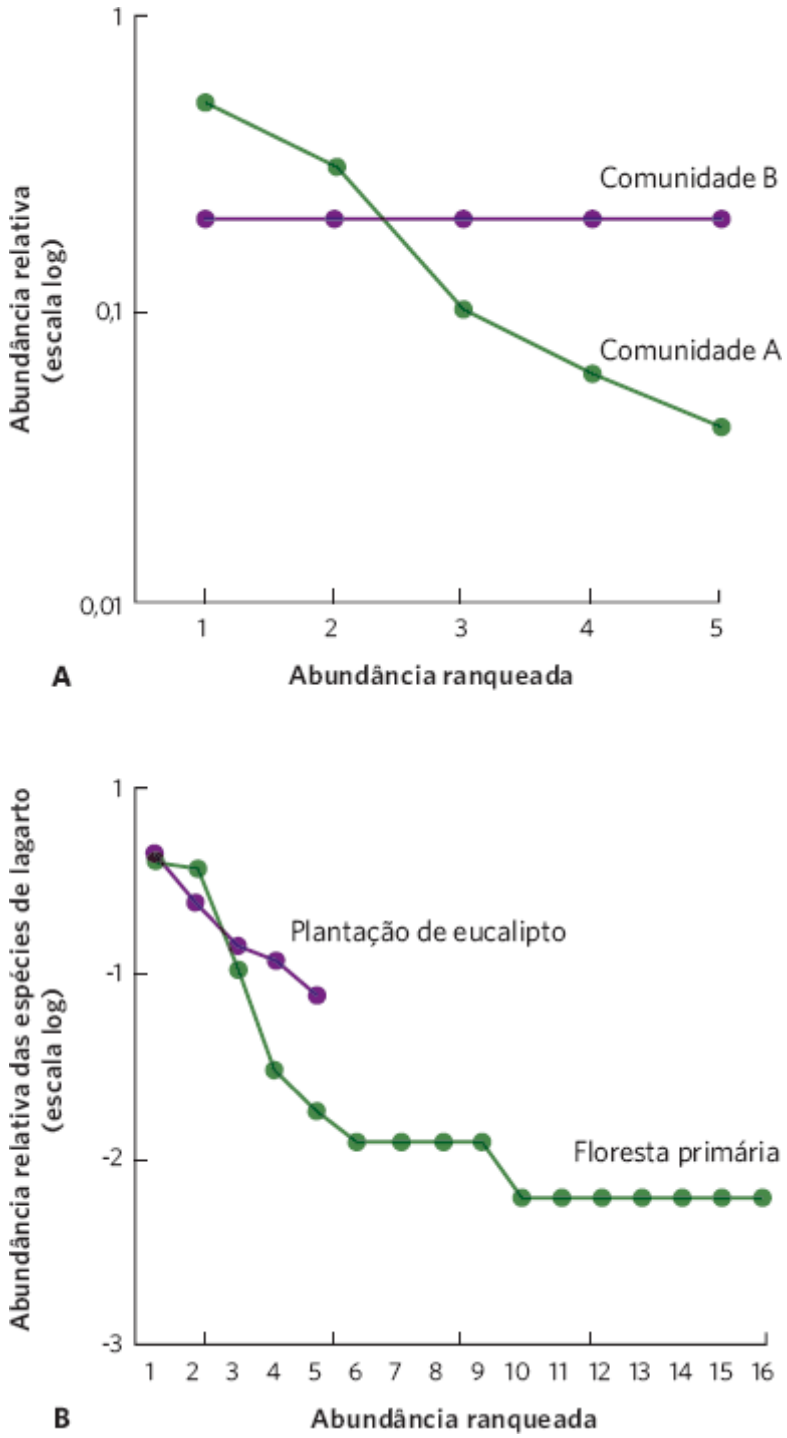


Figura 18.9 Curvas de classificação de abundância. **A.** Estas curvas de classificação de abundância representam duas comunidades hipotéticas com a riqueza de espécies idêntica de cinco espécies. Contudo, as duas comunidades diferem na uniformidade de espécies. A comunidade A tem uma espécie com a abundância relativa alta e outras espécies com abundância de moderada para baixa, o que significa que essa comunidade apresenta uma baixa uniformidade de espécies. Por outro lado, a comunidade B contém cinco espécies que são todas igualmente abundantes, portanto, uma alta uniformidade. **B.** Essas curvas de abundância de espécies para os lagartos que vivem no Brasil mostram que a floresta nativa tem uma riqueza de espécies mais alta e uma uniformidade mais baixa do que a plantação de eucalipto. (Dados de Ribeiro-Júnior MA *et al.* Evaluating the effectiveness of herptofaunal sampling techniques across a gradiente of habitat change in a tropical forest landscape. *Journal of Herpetology*. 2008; 42:733-49.)

A diversidade de espécies é afetada pelos recursos, diversidade de habitat, espécies-chave e perturbação

Vimos que as comunidades diferem no número de espécies que contêm, mas ainda não respondemos a questão mais fundamental de por que elas se diferenciam. Em uma escala global, há uma grande variação no número de espécies encontradas em lugares diferentes. Por exemplo, os naturalistas têm sabido por séculos que mais espécies vivem nas regiões tropicais do que nas temperadas ou boreais. Discutiremos padrões globais de riquezas de espécies em capítulos posteriores e consideraremos os efeitos dos processos em longo prazo, como a deriva continental, o tempo passado desde a glaciação, a emergência de novas ilhas, a dispersão de espécies e o surgimento de novas espécies. Nesta seção, focalizaremos em como a riqueza de espécies das comunidades dentro de qualquer dada região do mundo é afetada pela quantidade de recursos disponíveis, diversidade de *habitat*, existência de *espécies-chave* e da frequência e magnitude das perturbações.

RECURSOS

O número de espécies em uma comunidade pode ser afetado pela quantidade de recursos disponíveis. Os pesquisadores têm examinado os efeitos dos recursos sob a diversidade de espécies determinando correlações entre a produtividade e a riqueza de espécies na natureza. Eles também têm examinado como a riqueza de espécies muda quando a produtividade de uma comunidade é manipulada experimentalmente.

Padrões naturais de produtividade e riquezade espécies

Por décadas, os ecólogos examinaram como a quantidade de produtividade biológica correlaciona-se com o número de espécies nas comunidades. Para fazer isso, eles normalmente medem a produtividade em termos da biomassa de produtores ou consumidores que é produzida ao longo do tempo. Entre centenas de estudos que têm sido conduzidos sobre animais e plantas, tanto nos ambientes aquáticos quanto terrestres, os pesquisadores descobriram uma ampla variedade de padrões, como ilustrado na Figura 18.10A. Em casos raros, os pesquisadores observaram uma curva em forma de U na qual uma produtividade aumentada é associada a um decréscimo inicial na riqueza de espécies, seguido por um aumento na riqueza de espécies. Em alguns estudos, conduzidos em biomas distintos, em diferentes partes do mundo, a diversidade diminuiu com o aumento da produtividade. Em outros casos, a correlação é positiva; aumentos na produtividade estão associados a aumentos nas riquezas de espécies; e ainda em outros estudos, não há relação entre produtividade e riqueza. Finalmente, em alguns estudos, a relação é melhor descrita por uma curva em forma de corcunda; aumentos iniciais na produtividade estão associados a um crescimento na riqueza de espécies, mas aumentos posteriores estão associados a um decréscimo na riqueza de espécies.

Para obter um melhor sentido da relação entre produtividade e riqueza de espécies, um grupo de pesquisadores compilou dados de centenas de estudos que foram conduzidos para determinar o tipo mais comum de correlação, cujos resultados podem ser visualizados na Figura 18.10B. Entre os estudos de vertebrados, uma curva corcunda foi a relação mais comumente observada nos sistemas aquáticos, embora relações positivas e em forma de corcunda venham sendo verificadas com frequência semelhante em sistemas terrestres. Para os invertebrados aquáticos e terrestres, e para as plantas, a relação mais comumente observada foi uma curva de corcunda. Em resumo, embora diversas relações tenham sido verificadas em estudos específicos, a relação mais comum em todos os estudos é uma curva em forma de corcunda. Isso significa que um local com uma produtividade média tem uma riqueza maior de espécies do que um com produtividade baixa ou alta.

Manipulações de produtividade e riqueza de espécies

Como a maioria das comunidades apresentam uma relação representada por uma curva corcunda entre a produtividade e a riqueza de espécies, devemos ser capazes de prever como essa riqueza será afetada se as comunidades sofrerem um aumento de produtividade. Numerosos experimentos foram conduzidos em comunidades de plantas, nas quais a produtividade foi manipulada pela adição de nutrientes de solo, como o nitrogênio e o fósforo. Uma observação comum nesses experimentos é que a diversidade de espécies declina com o tempo. Em um estudo clássico que aconteceu na Inglaterra, conhecido como o experimento do Parque Grass, os pesquisadores, em 1856, começaram adicionando diferentes tipos de fertilizantes a diferentes parcelas de gramíneas a cada ano, ao mesmo tempo em que deixavam outras parcelas como controles não fertilizados (Figura 18.11A). Em 2 anos após iniciar o experimento, a riqueza de espécies nas parcelas não fertilizadas começou a declinar. Esse declínio continuou por várias décadas e os pesquisadores determinaram que a intensidade da queda estava relacionada com o número de nutrientes diferentes que foram adicionados, como mostrado na Figura 18.11B. A adição anual de nutrientes continua até hoje, por mais de 150 anos, o que torna o experimento do Parque Grass um dos experimentos de mais longa duração no mundo. Embora o experimento original contivesse tratamentos que

eram não replicados, experimentos subsequentes com tratamentos replicados têm sustentado as conclusões do experimento do Parque Grass.

O experimento do Parque Grass e outros como ele demonstraram que adicionar fertilidade normalmente causa um declínio na riqueza de espécies de produtores como as plantas e as algas. Geralmente, a biomassa total de produtores aumenta quando um fertilizante é adicionado, mas isto faz com que poucas espécies dominem a comunidade, enquanto espécies raras – que são com frequência competitivamente inferiores – começam a declinar até eventualmente desaparecer da comunidade. Essa observação tem ramificações globais importantes, porque os humanos continuam a adicionar nutrientes inadvertidamente às comunidades aquáticas e terrestres via escoamento superficial de fertilizantes e poluição atmosférica.

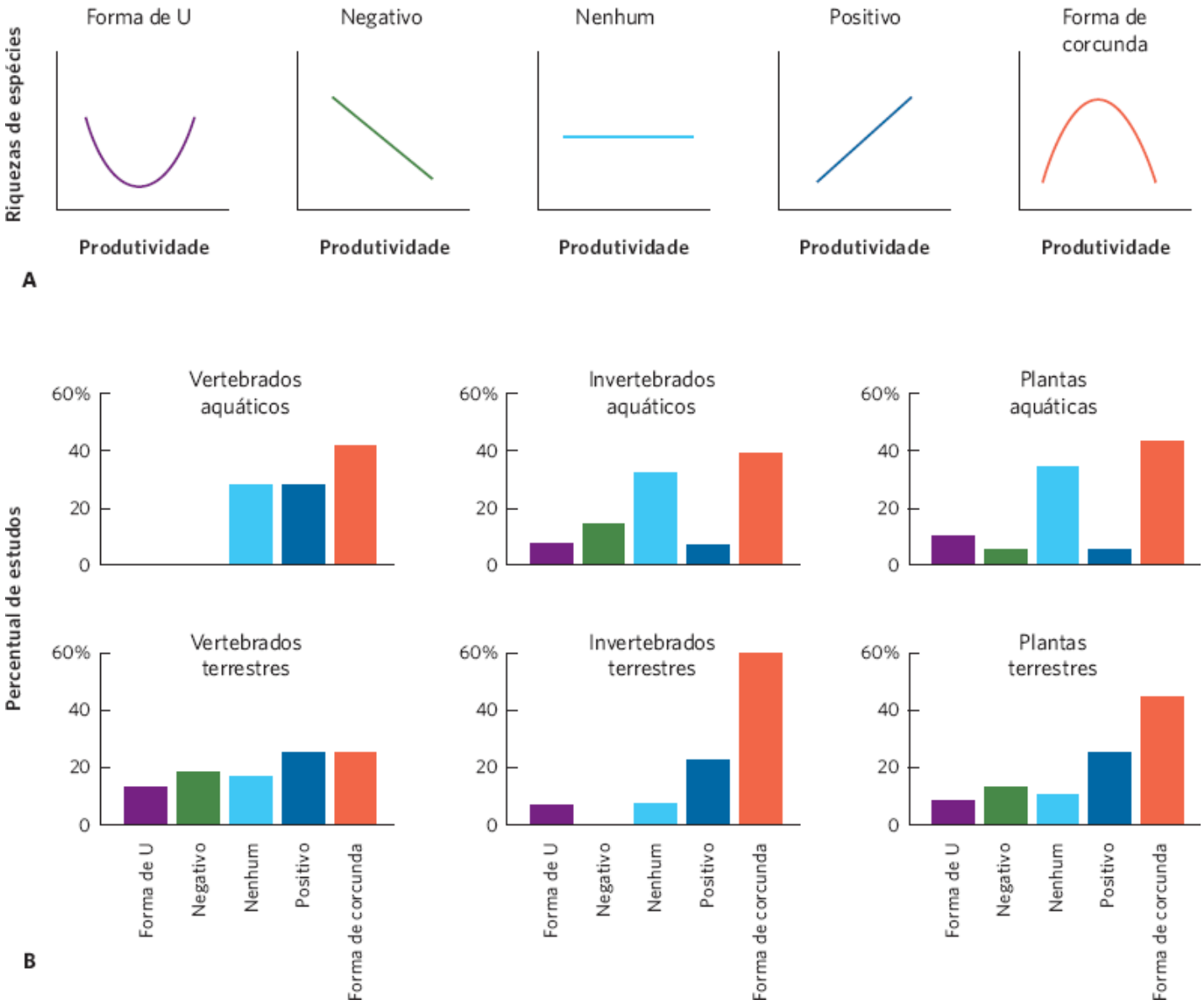


Figura 18.10 Padrões naturais de produtividade e riqueza de espécies. **A.** A relação entre produtividade e riqueza de espécies pode ser descrita por 1 de 5 tipos de curvas. **B.** Entre seis categorias de organismos, uma curva em forma de corcunda é a relação mais comumente observada entre a produtividade e a riqueza de espécies para os vertebrados aquáticos, para os invertebrados aquáticos e terrestres e para as plantas aquáticas e terrestres. (Dados de Mittelbach GG *et al.* What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology.* 2001; 82:2381-96.)

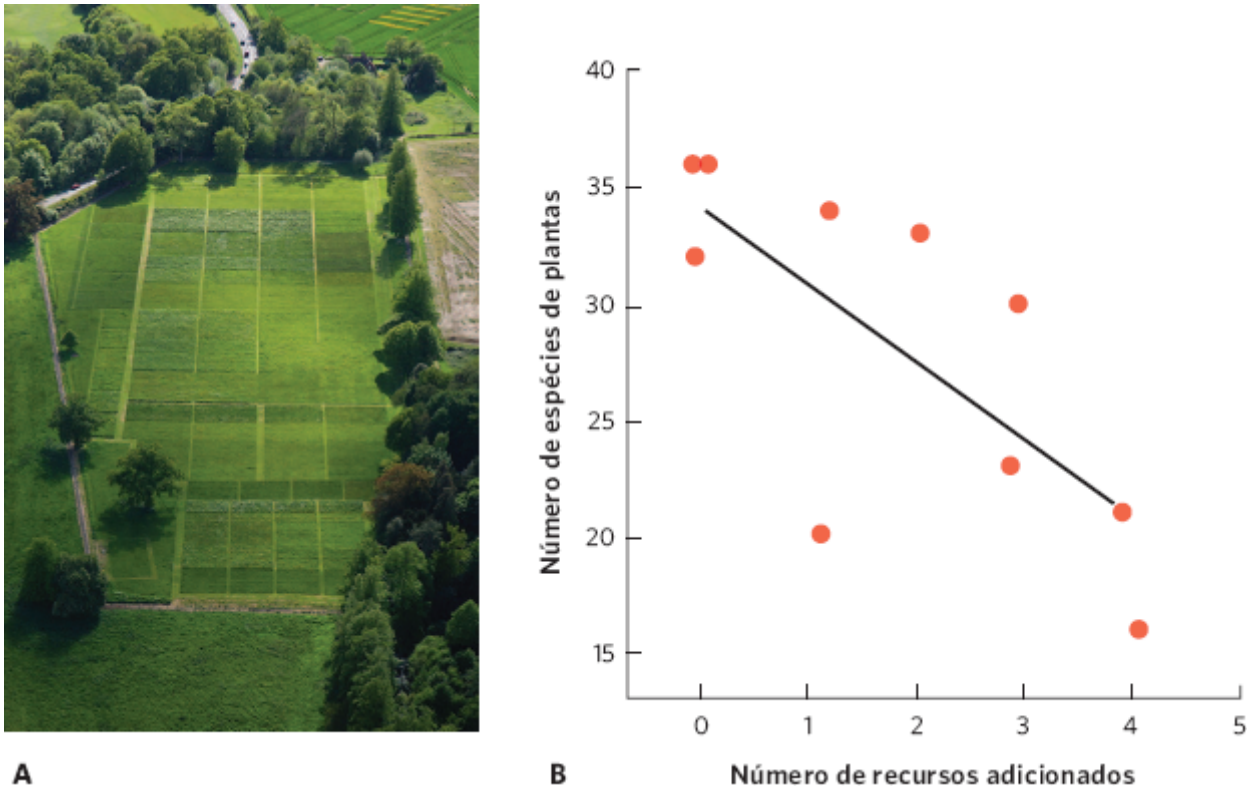


Figura 18.11 Efeitos da fertilidade sobre a riqueza de espécies. **A.** Os pesquisadores do experimento do Parque Grass manipularam a adição de diferentes tipos de nutrientes em parcelas de campo ao longo do tempo e observaram as mudanças na riqueza de espécies. **B.** As parcelas que receberam mais tipos de recursos – como nitrogênio, fósforo e micronutrientes – sofreram um declínio maior na riqueza de espécies. (Dados de Harpole WS, Tilman D. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*. 2007; 446:791-3. Photo© Rothamsted Research Ltd.)

Embora saibamos que a riqueza de espécies declina com a fertilidade aumentada de *habitat*, as razões não são claras. No caso das comunidades de plantas, os ecólogos têm feito a hipótese de que o aumento nos nutrientes fez com que as plantas competitivamente dominantes lançassem mais sombras sobre as plantas competitivamente inferiores. Em 2009, os pesquisadores relataram os resultados de um experimento com quatro manipulações, como mostrado na Figura 18.12: uma comunidade controle, uma comunidade que recebeu nutrientes adicionais, outra que herdou luz adicional no sub-bosque das plantas e uma última a qual recebeu nutrientes adicionais e luz adicional no sub-bosque de plantas. Os pesquisadores descobriram que, embora adicionar nutrientes apenas causasse um declínio na riqueza de espécies, como esperado de experimentos anteriores, adicionar apenas luz não causou efeito. Contudo, acrescentar ambos, nutrientes aos solos e luz ao sub-bosque, reverteu o declínio na riqueza de espécies que havia sido encontrado com a adição de nutrientes apenas. Esses resultados confirmam que a fertilidade do solo diminuiu a riqueza de espécies porque ela promove o crescimento das plantas mais altas competitivamente superiores, as quais lançam sombra sobre as plantas menos competitivas.

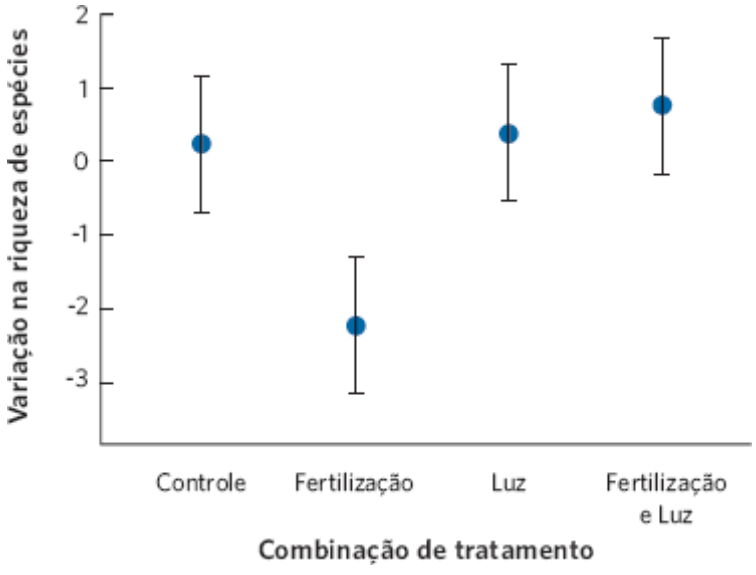


Figura 18.12 Reversão dos efeitos de nutrientes adicionados sobre a riqueza de espécies. Quando um fertilizante sozinho é adicionado a uma comunidade de campo, a riqueza de espécies declina. Quando luz é adicionada sob o dossel das gramíneas, a

riqueza de espécies não é afetada. Contudo, se o fertilizante é adicionado em combinação com luz sob o dossel, não há redução na riqueza. Estes resultados sugerem que adicionar fertilizantes faz com que a riqueza decline porque o fertilizante aumentado favorece as plantas altas e competitivamente dominantes, o que sombreia as plantas competitivamente inferiores. As barras de erro são intervalos de confiança de 95%. (Dados de Hautier Y *et al.* Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*. 2009; 324:636-8.)

DIVERSIDADE DE HABITAT

O número de espécies em uma comunidade pode também ser afetado pela diversidade do *habitat*. Como *habitats* diferentes proporcionam locais para alimentação e reprodução para espécies distintas, parece razoável que comunidades com uma diversidade maior de *habitat* – que deveriam oferecer mais nichos em potencial – terão também maior variedade de espécies.

Em um estudo clássico examinando a função de diversidade do *habitat*, Robert e John MacArthur investigaram se havia uma relação entre a diversidade de *habitats* entre as diferentes regiões do EUA e Panamá e da diversidade de aves em cada um dos locais. Para realizar isso, eles mediram a densidade de folhagem em diversas alturas acima do solo nessas regiões diferentes, de 0,2 a 18,3 m, e calcularam a diversidade da altura da folhagem utilizando o índice de Shannon. Então, eles contaram o número de espécies de aves que se reproduziam em cada área e calcularam a diversidade de aves, mais uma vez usando o índice de Shannon. Quando plotaram a relação entre os dois conjuntos de dados, como mostrado na Figura 18.13, descobriram que os *habitats* com maior diversidade de altura da folhagem sustentavam uma diversidade maior de espécies de aves.

ESPÉCIES-CHAVE

Todas as espécies desempenham uma função em uma comunidade, mas algumas delas, conhecidas como **espécies-chave**, afetam significativamente a estrutura das comunidades, a despeito do fato de os indivíduos daquela espécie não serem particularmente numerosos. O conceito de espécie-chave é uma metáfora advinda do campo de arquitetura. Nos arcos que são construídos de pedra, a pedra central é conhecida como a "pedra-chave" (Figura 18.14). A pedra-chave contém pouco da massa do arco, mas, sem ela, o arco colapsaria. Analogamente, remover uma espécie-chave pode fazer com que uma comunidade entre em colapso.

As espécies-chave afetam as comunidades de diversas maneiras, algumas em suas funções como predadores, parasitas, herbívoros ou competidores. Vimos um exemplo de herbívoros atuando como uma espécie-chave no Capítulo 16, quando discutimos um experimento no qual os pesquisadores borrifaram diversas parcelas de campo com um inseticida e deixaram outras parcelas não borrifadas (ver Figura 16.13). Nas parcelas não borrifadas, os besouros consumiram as solidagos competitivamente superiores e as plantas competitivamente inferiores sobreviveram e cresceram melhor. Nas parcelas borrifadas, os besouros permaneceram raros, e isso possibilitou que as plantas da solidago dominassem a comunidade. Nessa comunidade, o besouro foi uma espécie-chave, porque alterou completamente a estrutura daquela comunidade de campo.

Espécie-chave Espécie que afeta significativamente a estrutura das comunidades a despeito do fato de os indivíduos daquela espécie não serem particularmente numerosos.

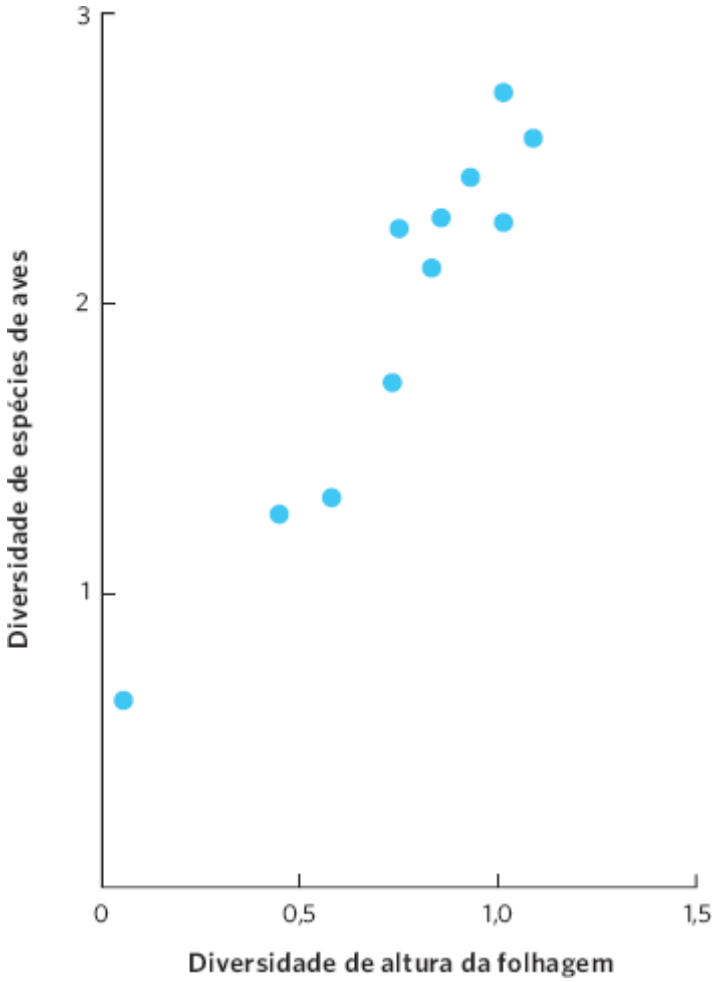


Figura 18.13 Diversidade de habitats e de espécies. Usando o índice de Shannon, os pesquisadores quantificaram a diversidade de altura de folhagem e a diversidade de espécies de aves em diferentes locais nos EUA e no Panamá. Eles descobriram que *habitats* mais diversos continham maior diversidade de aves. (Dados de MacArthur RH, MacArthur JW. On bird species diversity. *Ecology.* 1961; 42:594-8.)

Um cenário semelhante pode ser visto nas comunidades entremarés ao longo da costa do estado de Washington. Em um experimento clássico, Robert Paine construiu gaiolas na zona entremarés para impedir que as estrelas-do-mar predadoras (*Pisaster ochraceus*) se alimentassem de diversos herbívoros, incluindo mexilhões, cracas, lapas e caracóis. As parcelas adjacentes de tamanho semelhante foram deixadas sem gaiolas como controle. Como é possível ver dos dados de Paine na Figura 18.15A, as parcelas do controle sofreram pouca mudança na composição de espécies entre 1963 até 1973. Nas parcelas "engaioladas", contudo, cerca de 20 espécies declinaram até o ponto em que foram eliminadas da área. Em seu lugar, uma única espécie de mexilhão (*Mytilus californianus*) passou a dominar a superfície rochosa. Como os mexilhões são competidores superiores por espaço nas rochas, eles dominaram a comunidade quando as estrelas-do-mar estavam ausentes (Figura 18.15B). Quando elas estavam na localidade, consumiam um grande número de mexilhões, e isso criou áreas abertas de rocha que muitas espécies de competidores inferiores puderam colonizar (Figura 18.15C). Em resumo, a estrela-do-mar é uma espécie-chave na comunidade de entremarés.

As espécies-chave podem também afetar comunidades influenciando a estrutura de um *habitat*. Nesses casos, as espécies-chave são às vezes chamadas de *engenheiros de ecossistema*. Vimos um exemplo disso com as aranhas sociais discutidas no início deste capítulo.

Um dos mais bem conhecidos engenheiros do ecossistema é o castor. Os castores constroem represas em riachos, que bloqueiam o fluxo da água criando verdadeiros lagos (Figura 18.16). Como a corrente fluindo é convertida em um lago parado, uma comunidade diferente de plantas e animais colonizam-na e persiste mais em lagos feitos por castores do que em riachos. Analogamente, os aligátores criam grandes depressões em alagados, conhecidas como *buracos de aligátores*, que muitas outras espécies usam, incluindo peixes, insetos, crustáceos, aves e mamíferos. Embora os aligátores e os castores não sejam particularmente numerosos, cada uma destas espécies tem um efeito importante sobre a sua comunidade, o que as torna espécies-chave.

Figura 18.14 Pedra-chave. A pedra-chave em um arco é a pedra final que é inserida para impedir que o arco colapse. Analogamente, uma espécie-chave é aquela cuja remoção causa mudança dramática na comunidade, independentemente de ela ser particularmente abundante ou não. (Fotografia de Nick Hawkes/Alamy.)

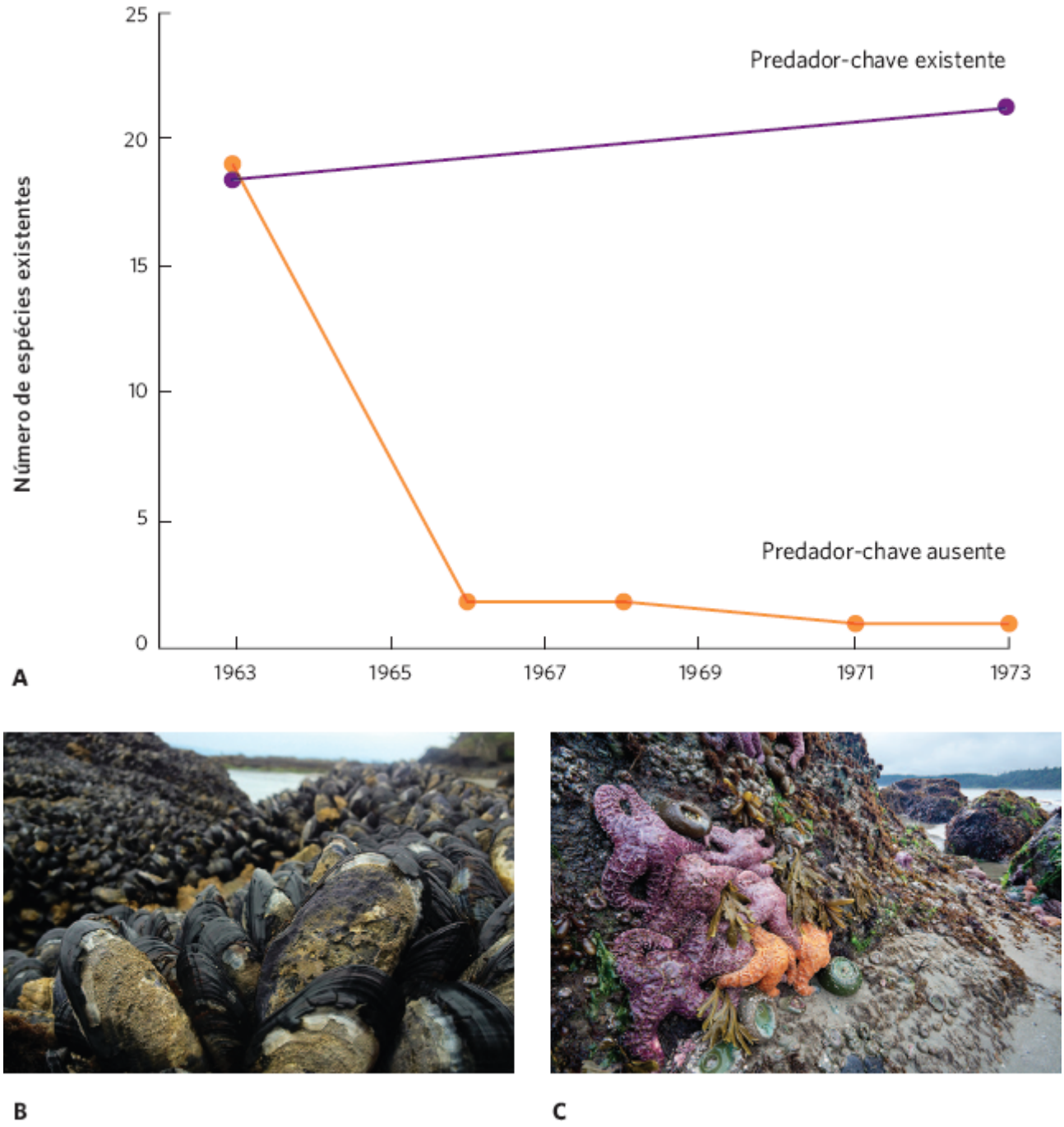


Figura 18.15 As estrelas-do-mar são uma espécie-chave. A. Embora não sejam abundantes, as estrelas-do-mar agem como espécies-chave em comunidades entremarés ao longo da costa do estado de Washington, porque removem os mexilhões competitivamente dominantes. **B.** Nas áreas onde as estrelas-do-mar foram removidas, os mexilhões competitivamente superiores passaram a dominar a comunidade e causaram um declínio na diversidade das espécies competitivamente inferiores. **C.** Nas áreas em que as estrelas-do-mar permaneceram, a comunidade reteve uma alta diversidade de espécies de entremarés. (Dados de Paine RT. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and principal predator. *Oecologia*. 1974; 15:93-120. Fotografias de (B) Jonathan Hucke; (C) Gary Luhn/DanitaDelimont.com/Newscom.)

PERTURBAÇÕES

Como discutimos em capítulos anteriores, algumas espécies são bem adaptadas aos ambientes que sofrem frequentes e grandes perturbações, como furacões, incêndios ou herbivoria intensa. Quando os ambientes são perturbados raramente, ou as perturbações têm baixa intensidade, as populações podem continuar a crescer, os recursos tornam-se menos abundantes e a capacidade de competir passa a ser mais importante para a persistência de uma espécie. Inversamente, os *habitats* frequentemente perturbados tipicamente sustentam espécies que são adaptadas a essa rotina. Contudo, quando sofrem perturbações com uma frequência intermediária, ambos os tipos de espécies podem persistir, e o número total delas pode ser maior do que seria em qualquer dos casos extremos. A **hipótese de perturbação intermediária** diz-nos que mais espécies estão em uma comunidade que sofre perturbações ocasionais do que em uma acostumada a passar pelo mesmo com muita frequência ou raramente. Como esboçado na Figura 18.17A, quando as perturbações em uma comunidade são de baixa frequência ou intensidade, a riqueza de espécies é relativamente baixa. Contudo, se são moderadas em frequência ou

intensidade, a riqueza de espécies é razoavelmente alta. Nos casos em que as perturbações são altas em frequência ou intensidade, a riqueza de espécies declina.

A hipótese de perturbação intermediária tem sido observada em muitas comunidades diferentes. Um estudo clássico foi conduzido por Jane Lubchenco, que manipulou a densidade de caracóis herbívoros em alagados de maré para determinar como um aumento na magnitude de uma perturbação por herbivoria afetaria a riqueza de espécies das algas nos alagados. Seus dados, mostrados na Figura 18.17B, revelaram uma baixa riqueza de espécies de algas em baixas densidades de caracóis, uma alta riqueza de espécies de algas em densidades moderadas de caracóis e uma baixa riqueza de espécies de algas em altas densidades de caracóis. Muitos tipos semelhantes de estudos têm sidos conduzidos ao longo de diversas décadas, e uma análise de 2012 desses estudos descobriu uma forte sustentação para a hipótese de perturbação intermediária com relação à riqueza de espécies.

Hipótese de perturbação intermediária A hipótese de que mais espécies estão em uma comunidade que sofre perturbações ocasionalmente do que em uma comunidade frequente ou raramente perturbada.

Figura 18.16 Engenheiros de ecossistema. Embora os castores não sejam muito abundantes, as represas que constroem, como esta no Parque Nacional de Grand Teton, Wyoming, têm um grande efeito na estrutura da comunidade. As represas de castores inundam comunidades terrestres, o que liquida a maioria das plantas terrestres. Além disso, a comunidade aquática muda de espécies que vivem em águas correntes para aquelas que habitam águas paradas. (Fotografias de (esquerda) Tom e Pat Leeson; (direita) Malcolm Schuyl/FLPA Image Broker/Newscom.)

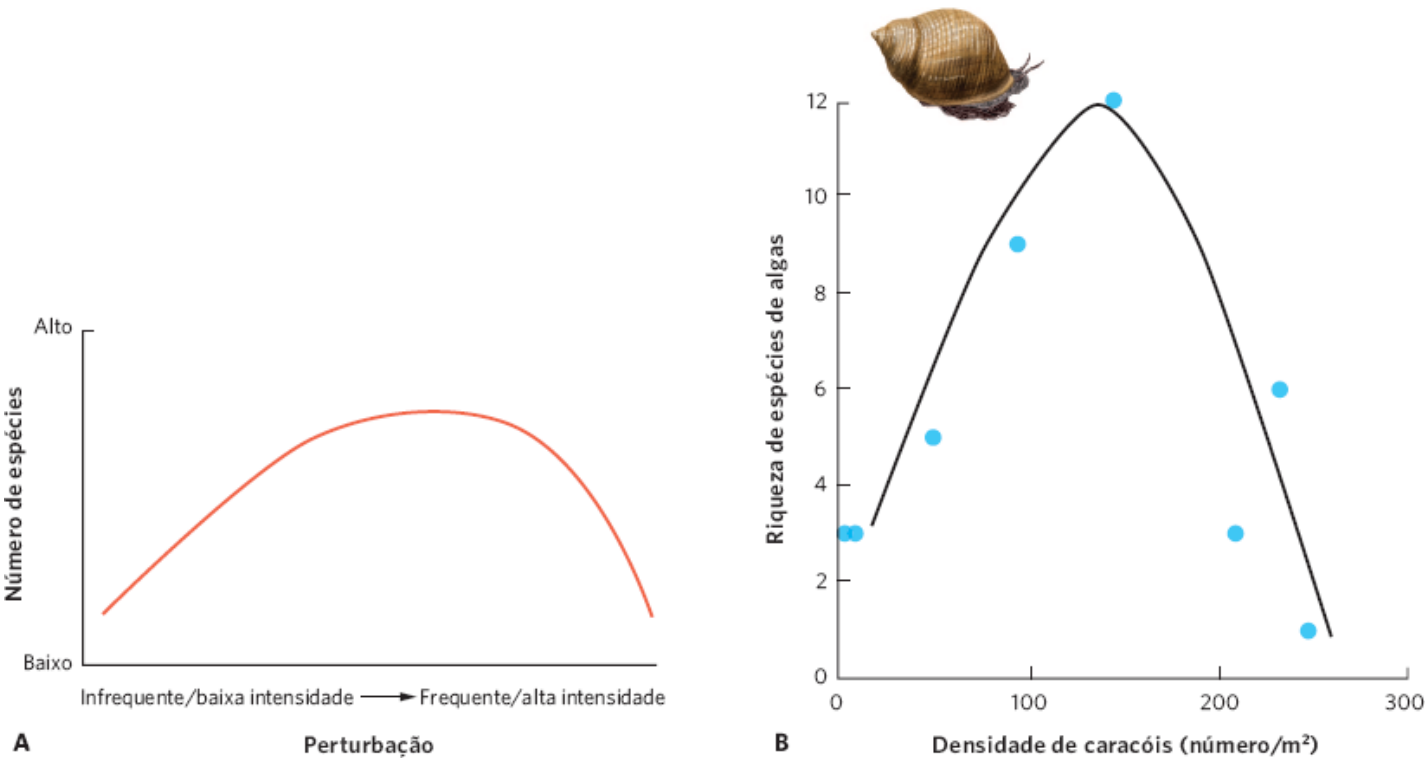


Figura 18.17 Hipótese de perturbação intermediária. A. Quando as perturbações são frequentes ou de alta intensidade, somente as espécies adaptadas a essas condições conseguem persistir. Se as perturbações são raras ou de baixa intensidade, a competição torna-se mais intensa e somente as espécies que estão bem adaptadas para competir conseguem persistir. Nos níveis intermediários de perturbação, as espécies de ambos os extremos conseguem persistir, o que resulta em maior riqueza de espécies. **B.** Em um estudo que manipulou a densidade de caracóis para criar diferentes intensidades de perturbação da herbivoria, houve uma forte sustentação para a hipótese de perturbação intermediária. (Dados de Lubchenco J. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*. 1978; 112:23-39.)

As comunidades são organizadas em teias alimentares

Mesmo as comunidades mais simples são compostas de um grande número de espécies. Para compreender as relações entre elas, os ecólogos descobriram ser útil classificar as espécies em uma comunidade por *cadeias alimentares* e teias alimentares. As **cadeias alimentares** são representações lineares de como as espécies em uma comunidade alimentam-se umas das outras e, portanto, como transferem energia e nutrientes de um grupo para o outro em um ecossistema. As cadeias alimentares simplificam grandemente as interações das espécies em uma comunidade. Por outro lado, as **teias alimentares** são representações complexas e realistas de como as espécies alimentam-se umas das outras em uma comunidade e incluem conexões entre muitas espécies de produtores, consumidores, detritívoros, carniceiros e decompositores. Ao construir teias alimentares, os ecólogos desenham setas para indicar o consumo – e, portanto, o movimento da energia e dos nutrientes – de um grupo para o outro; um exemplo de teia alimentar pode ser visto na Figura 18.18.

As teias alimentares ajudam-nos a compreender as relações de alimentação nas comunidades ecológicas, o que é importante porque essas relações auxiliam-nos a determinar se uma espécie pode existir em uma comunidade e se ela será rara ou abundante. A riqueza de espécies em uma teia alimentar pode geralmente ser bastante alta, o que torna um desafio compreender como a abundância de uma espécie é afetada pelas outras na comunidade. Para simplificar esse desafio, os ecólogos classificam as espécies em *níveis tróficos*.

NÍVEIS TRÓFICOS

Lembremos dos conceitos de *produtor* e *consumidor* da nossa passagem pelos conceitos ecológicos básicos do Capítulo 1. Esses conceitos representam categorias amplas dos **níveis tróficos**, que são os níveis em uma cadeia ou teia alimentar de um ecossistema. Todos os organismos em um determinado nível trófico obtêm sua energia de modo semelhante. Os produtores são os autótrofos, incluindo as algas, como o fitoplâncton e as plantas que convertem a energia da luz e CO_2 em carboidratos pela fotossíntese. Os produtores formam o primeiro nível trófico de uma teia alimentar. Os consumidores podem ser subdivididos em *consumidores primários*, *secundários* e *terciários*. Os **consumidores primários** são as espécies que comem os produtores. Na teia alimentar aquática retratada na Figura 18.18, os consumidores primários englobam o zooplâncton, comedor das algas, e os caracóis comedores das plantas. Os **consumidores secundários** são as espécies que comem os consumidores primários. Na nossa teia alimentar do lago, esses consumidores secundários compreendem pequenos peixes os quais comem o zooplâncton e os patos que comem os caracóis. Algumas comunidades

sustentam **consumidores terciários**, que se alimentam dos consumidores secundários; por exemplo, peixes grandes em um lago são consumidores terciários, porque consomem os peixes pequenos. Além desses produtores e consumidores, as teias alimentares também incluem os consumidores de matéria orgânica morta, tais como os carniceiros, os detritívoros e os decompositores. Um dos desafios ao pensar em classificar as espécies em níveis tróficos específicos é que muitas delas são **onívoras**, significando que podem alimentar-se em diversos níveis tróficos. Por exemplo, os caranguejos consomem as algas, o que os tornaria consumidores primários, mas também se alimentam de insetos e detritos, característica que os colocaria como consumidores secundários e como detritívoros.

Em um determinado nível trófico, podemos agrupar espécies que se alimentam de itens semelhantes em **guildas**. Por exemplo, um campo pode conter uma grande variedade de consumidores primários, que se alimentam de plantas de diferentes formas; esses consumidores podem ser classificados em guildas de comedores de folhas, perfuradores de caules, mastigadores de raízes, sugadores de néctar ou cortadores de brotos. Os membros de uma guilda alimentam-se de itens semelhantes, mas não precisam estar proximamente aparentados. No Capítulo 16, por exemplo, discutimos como as formigas e os roedores nos desertos do sudoeste dos EUA competem por sementes do mesmo tamanho. Embora as formigas e os roedores não sejam parentes próximos, sua competição pelas mesmas sementes colocam esses animais na mesma guilda.

Cadeia alimentar Representação linear de como espécies diferentes em uma comunidade alimentam-se umas das outras.

Teia alimentar Representação complexa e realista de como as espécies alimentam-se umas das outras em uma comunidade.

Nível trófico O nível em uma cadeia ou teia alimentar de um ecossistema.

Consumidor primário Espécie consumidora de produtores.

Consumidor secundário Espécie que come consumidores primários.

Consumidor terciário Espécie que come consumidores secundários.

Onívoro Espécie que se alimenta em diversos níveis tróficos.

Guilda Em um determinado nível trófico, grupo de espécies que se alimenta de itens semelhantes.

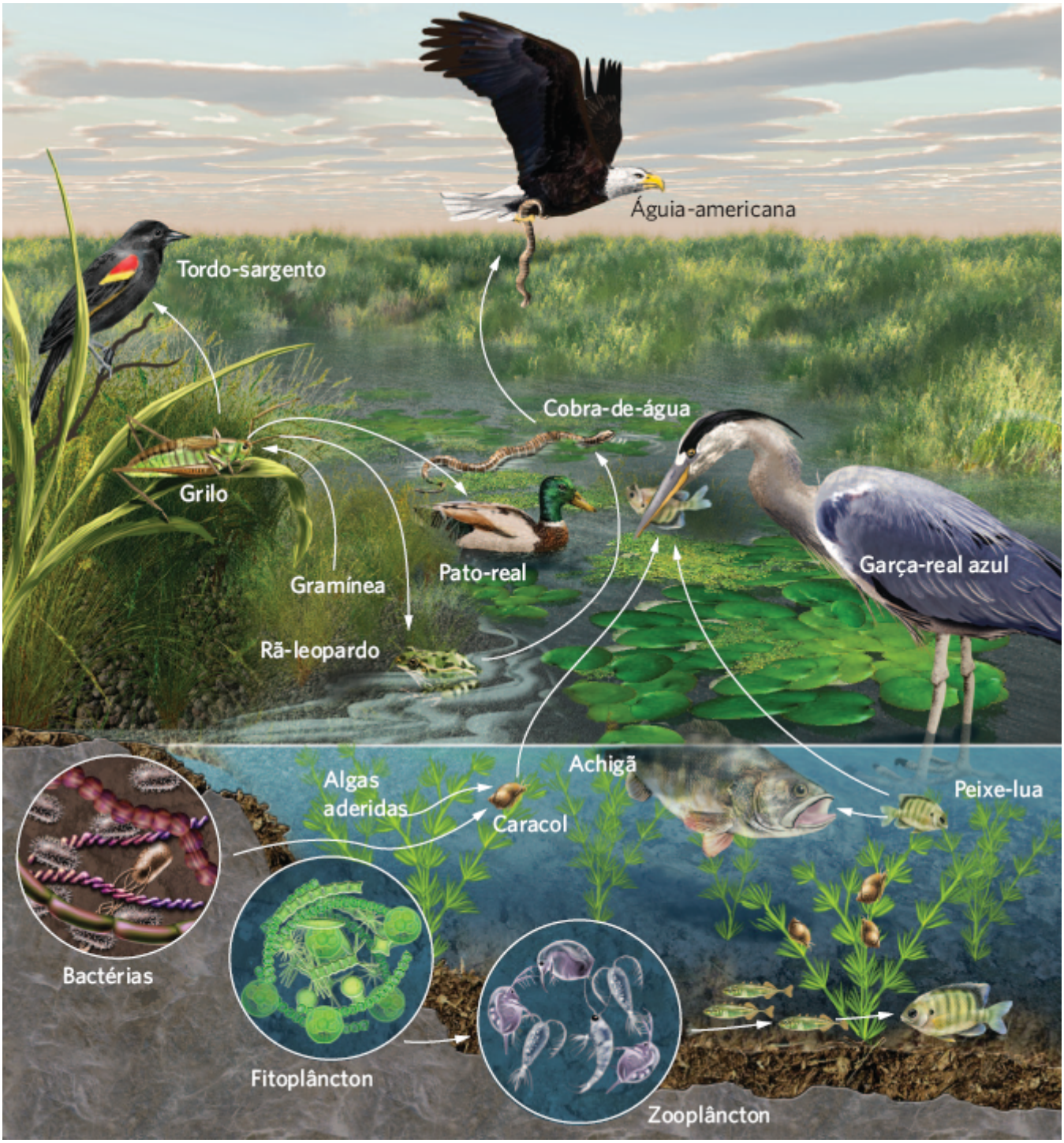


Figura 18.18 Teias alimentares. As teias alimentares capturam a completa diversidade de espécies e interações entre elas em uma comunidade. Neste lago norte-americano, os grandes produtores são as plantas ao longo da linha da costa e o fitoplâncton na água. Esses produtores são comidos por diversos consumidores primários, como indicado pelas setas que ilustram o fluxo de energia de um organismo para a espécie que o consome. Essa teia alimentar também inclui consumidores secundários, tais como o peixe-lua, consumidores terciários (p. ex., a grande garça-real azul) e decompositores, entre os quais as bactérias.

EFEITOS DIRETOS VERSUS INDIRETOS

Conforme vimos, como as comunidades podem incluir um grande número de espécies e de interações entre elas, uma mudança na abundância de qualquer uma das espécies pode afetar a abundância das outras. A maneira mais simples pela qual uma pode interferir na abundância de outra é por um **efeito direto**, que ocorre quando duas interagem sem envolver outras. Discutimos diversos efeitos diretos em nossos capítulos sobre a predação, o parasitismo, a competição e o mutualismo.

Como tantas espécies estão interconectadas em uma teia alimentar, os efeitos diretos de uma sobre outra frequentemente disparam uma cadeia de eventos que continua a afetar ainda outras espécies na comunidade. Quando duas interagem envolvendo uma ou mais espécies intermediárias, chamamos isso de **efeito indireto**. Quando os efeitos indiretos são iniciados por um predador, chamamos de **cascata trófica**. Os efeitos indiretos são onipresentes nas comunidades ecológicas. Por exemplo, no Capítulo 14, discutimos como os cientistas introduziram o vírus *Myxoma* na ilha Macquarie para ajudar a reduzir uma população de coelhos europeus que havia sido introduzida por marinheiros no século 19. Como o

vírus matou muitos coelhos, houve poucos desses indivíduos remanescentes para consumir a vegetação, o que resultou em um aumento da vegetação na ilha. Em resumo, o vírus causou um efeito indireto sobre a vegetação.

Efeito direto Interação de duas espécies que não envolve outras espécies.

Efeito indireto Interação de duas espécies envolvendo uma ou mais espécies intermediárias.

Cascata trófica Efeitos indiretos em uma comunidade iniciados por um predador.

A competição exploratória entre dois animais poderia, à primeira vista, parecer como um efeito direto, porque cada espécie tem um efeito negativo sobre a outra. Contudo, na verdade é um efeito indireto, pois os dois competidores estão interagindo um com o outro ao alimentarem-se de um recurso comum. No caso das formigas e dos roedores do sudoeste dos EUA, por exemplo, as formigas causam uma redução nas sementes disponíveis, e essa diminuição ocasiona o declínio da população de roedores. Em resumo, o efeito negativo da um competidor sobre o outro é mediado pela abundância de uma terceira espécie, o que se trata do recurso compartilhado.

Os efeitos indiretos são comuns nas comunidades, mas, às vezes, podem ocorrer entre comunidades. Por exemplo, os peixes predam os insetos aquáticos, incluindo as larvas aquáticas das libélulas. Em consequência, os lagos contendo peixes tipicamente têm menos larvas de libélulas. As larvas de libélula acabam metamorfoseando-se em libélulas adultas, que consomem abelhas e moscas, as quais são polinizadoras comuns das plantas; é possível ver essa teia alimentar na Figura 18.19A. Quando os pesquisadores examinaram as populações de libélulas de lagos com peixes e lagos sem peixe, eles confirmaram que estes últimos tinham mais larvas de libélulas e mais libélulas adultas. Por causa dessa alta abundância das libélulas, os lagos sem peixes também apresentavam menos abelhas e moscas visitando as plantas florescentes ao longo de sua margem, como mostrado na Figura 18.19B. A escassez de abelhas e moscas reduziu a produção potencial de sementes em pelo menos uma espécie de planta. Assim, um efeito direto entre peixes e libélulas causou uma cascata de efeitos indiretos na comunidade terrestre adjacente.

Os ecólogos anteriormente assumiam que os efeitos indiretos ocorriam somente quando mudanças em uma espécie alteravam a densidade de uma outra, o que iniciava a cascata trófica. Contudo, pesquisas mais recentes têm mostrado que cascatas tróficas podem também ser iniciadas caso uma espécie cause mudanças nos atributos de outra. Nós, portanto, focalizaremos diversos efeitos indiretos com mais detalhe.

Efeitos indiretos mediados pela densidade

Quando os efeitos indiretos são causados por mudanças na densidade de uma espécie intermediária, podemos chamá-los de **efeitos indiretos mediados pela densidade**. Por exemplo, as densidades aumentadas de estrelas-do-mar nas comunidades entremarés causam um declínio nos mexilhões, o que possibilita outras espécies, como os caracóis, ocuparem o limitado espaço aberto nas rochas. O efeito indireto positivo das estrelas-do-mar sobre os caracóis ocorre porque elas reduzem a densidade dos mexilhões. Analogamente, a introdução do vírus mixoma reduziu a densidade de coelhos na ilha Macquarie, o que contribuiu para um aumento do crescimento das plantas que os coelhos comem.

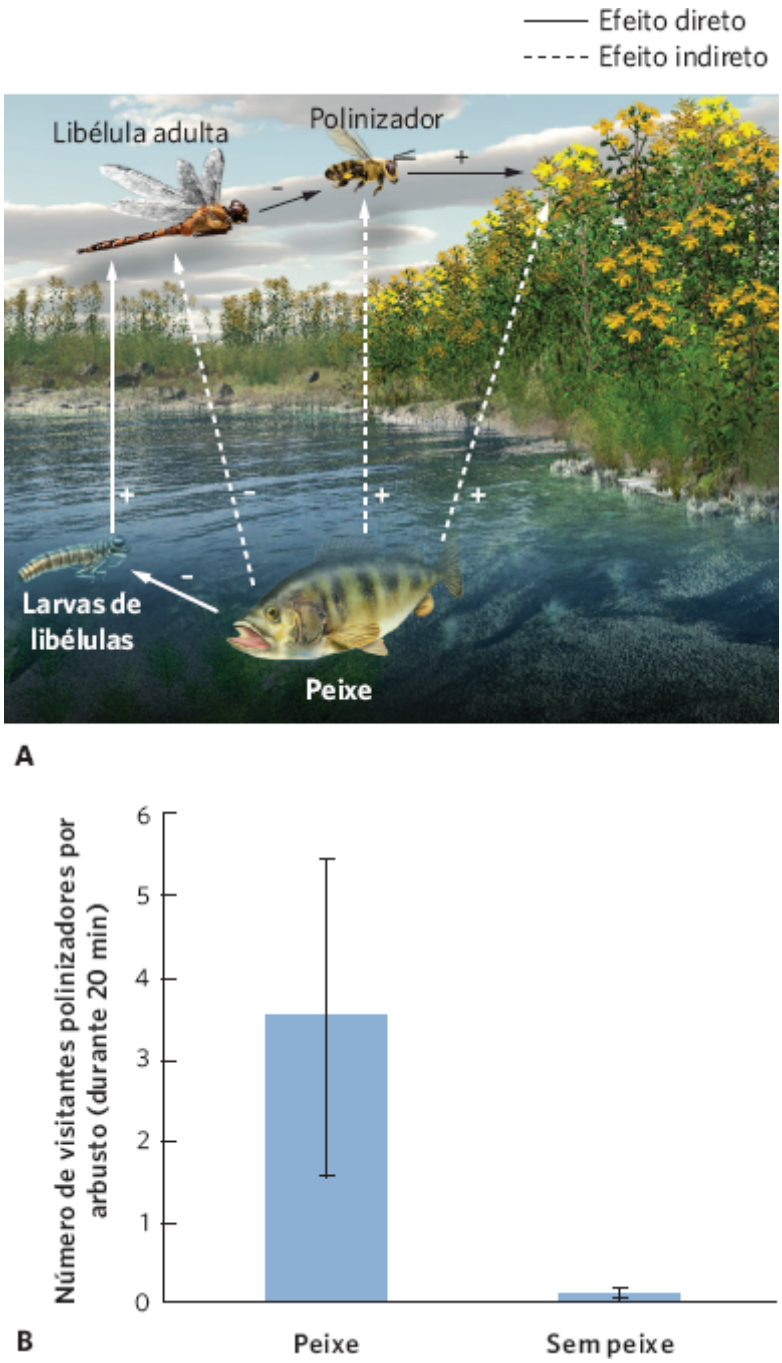


Figure 18.19 Efeitos indiretos entre comunidades. **A.** Uma teia alimentar de espécies de comunidades aquáticas e terrestres inclui os peixes que consomem as larvas de libélulas, larvas de libélulas adultas consomem polinizadores, e polinizadores que polinizam as plantas. As linhas sólidas representam os efeitos diretos. As linhas pontilhadas com um sinal negativo significam um efeito negativo indireto e as linhas pontilhadas com um sinal positivo, um efeito indireto positivo. **B.** Os pesquisadores descobriram que os lagos sem peixes tinham populações superiores de libélulas, o que reduzia o número de polinizadores disponíveis para visitar as plantas florescentes na margem circundante. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Knight TM *et al.* Trophic cascades across ecosystems. *Natur*e. 2005; 237:880-3.)

Efeitos indiretos mediados pelo atributo

Ecólogos mais recentemente têm observado que as comunidades podem também sofrer experiências de **efeitos indiretos mediados pelo atributo**, causados por mudanças nos atributos de uma espécie intermediária. Isso acontece comumente quando um predador provoca uma mudança no comportamento alimentar da presa, que altera a quantidade de alimento consumido pela presa. Por exemplo, a reintrodução dos lobos no Parque Nacional de Yellowstone fez com que os alces se alimentassem em áreas mais protegidas. Esse comportamento alterou a quantidade de planta consumida comum nessas áreas, não porque a densidade de alces mudou, mas pelo fato de o comportamento do alce ter sido alterado.

Efeito indireto mediado pela densidade Causado pelas mudanças na densidade de uma espécie intermediária.

Efeito indireto mediado pelo atributo Efeito indireto causado por mudanças nos atributos de uma espécie intermediária.

Um efeito semelhante pode ser encontrado em uma comunidade de aranhas, gafanhotos e gramíneas. Os gafanhotos são insetos que consomem prontamente gramíneas e servem como presas para algumas espécies de aranhas. Há mais gramíneas

quando as aranhas estão na comunidade. O aumento na gramínea poderia ocorrer porque as aranhas comem os gafanhotos, e, portanto, reduzem a densidade de gafanhotos, ou porque as aranhas assustam os gafanhotos, tal que eles se escondem mais e gastam menos tempo alimentando-se. Para determinar que processo está operando, pesquisadores conduziram um experimento no qual colocaram grades em volta de pequenas áreas de gramíneas em um campo e, então, executaram uma de quatro manipulações pela adição de: (1) nenhum animal (o controle), (2) gafanhotos, (3) gafanhotos e aranhas letais e (4) gafanhotos e aranhas não letais. Embora as aranhas não letais não matassem os gafanhotos porque suas quelíceras tinham sido coladas, os gafanhotos ainda as reconheciam como predadores potenciais, o que poderia fazê-los reduzir seu tempo de alimentação.

Quando os pesquisadores adicionaram as aranhas letais, a gramínea sofreu menos herbivoria, como se pode observar na Figura 18.20A. À primeira vista, isso parece ser um efeito indireto mediado pela densidade, pois as aranhas matam gafanhotos. Contudo, os pesquisadores descobriram que a densidade de gafanhotos não era afetada pelas aranhas letais, provavelmente devido à reprodução dos gafanhotos contrabalançar a predação das aranha. Quando os pesquisadores adicionaram aranhas não letais com quelíceras coladas, o número de gafanhotos foi idêntico a quando aranhas letais foram adicionadas, e a gramínea permaneceu sofrendo uma herbivoria reduzida. Em resumo, as aranhas não letais, que podem alterar os atributos comportamentais dos gafanhotos, mas não a densidade deles, tinham o mesmo efeito indireto positivo sobre as gramíneas que as letais, pois alteram tanto a densidade quanto os atributos dos gafanhotos. Esses resultados ilustraram que a mera existência de aranhas podia alterar os atributos comportamentais dos gafanhotos e iniciar um efeito indireto mediado pelo atributo.

Os ecólogos estão começando a descobrir que os efeitos mediados pelo atributo podem ter um alcance bem grande. Por exemplo, em 2012, pesquisadores relataram que gafanhotos expostos à ameaça da predação por aranhas não apenas se alimentam menos, mas seus corpos também contêm menos nitrogênio.

Como o nitrogênio é geralmente um recurso limitado em solos, como discutimos no Capítulo 3, os pesquisadores suspeitaram que a quantidade de nitrogênio nos corpos dos gafanhotos afetaria a taxa de decomposição do solo quando os gafanhotos morressem e se tornassem parte do detrito. Para testar essa hipótese, os pesquisadores novamente criaram gafanhotos sem aranhas e também com aranhas com quelíceras coladas. Após expostos aos dois tratamentos, os gafanhotos foram mortos e suas carcaças misturadas com gramíneas mortas. Quando os pesquisadores mediram a taxa da decomposição da gramínea, descobriram que era cerca de três vezes maior com gafanhotos criados sem aranhas do que com aqueles criados com as aranhas, como mostrado na Figura 18.20B. Esses resultados demonstram que os efeitos mediados pelo atributo podem ter um alcance bastante grande por toda a comunidade.

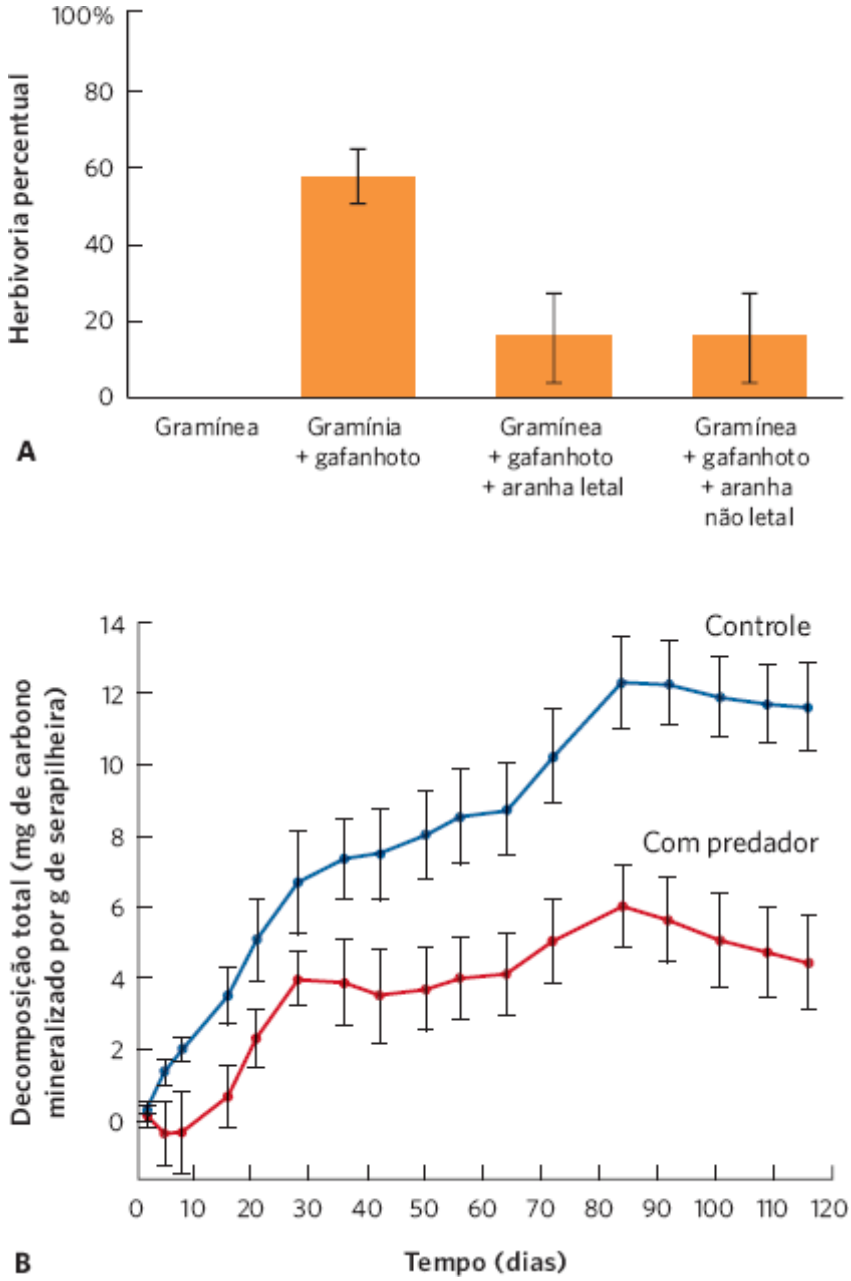


Figura 18.20 Efeitos indiretos mediados pelo atributo. **A.** Quando os pesquisadores criaram comunidades simplificadas com somente gramíneas e gafanhotos, a quantidade de danos às gramíneas foi relativamente alta. Quando aranhas letais foram adicionadas, os gafanhotos causaram menos danos às gramíneas, o que indica ter havido um efeito positivo indireto das aranhas sobre as gramíneas. Quando aranhas com quelíceras coladas foram adicionadas, houve uma redução semelhante na herbivoria, porque os gafanhotos gastaram menos tempo alimentando-se. Esses dados confirmam que o efeito indireto não é mediado pelas reduções na densidade de gafanhotos, mas por mudanças nos atributos deles. **B.** Após os gafanhotos morrerem, seus corpos criados com predadores apresentavam baixo teor de nitrogênio, o que fez com que a decomposição da gramínea morta circundante ocorresse em uma taxa mais baixa. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Beckerman AP, Uriarte M, Schmitz OJ. Experimental evidence for a behavior mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proceedings of National Academy of Science*. 1997; 94:10735-8; Hawlena D *et al*. Fear of predation slows plant-litter decomposition. *Science*. 2012; 336:1434-8.)

EFEITOS TOP-DOWN E BOTTOM-UP

A quantidade de recursos disponíveis, bem como a quantidade de predação e parasitismo que uma espécie sofre, pode afetar a abundância da espécie. O mesmo pode ser dito para grupos tróficos inteiros. Quando as abundâncias de grupos tróficos na natureza são determinadas pela quantidade de energia disponível dos produtores em uma comunidade, dizemos que há um **controle *bottom-up*** da comunidade. Se a abundância dos grupos tróficos é determinada pela existência de predadores no topo da teia alimentar, afirmamos que existe um **controle *top-down*** da comunidade; é possível ver ambos os conceitos ilustrados na Figura 18.21. Se voltarmos ao nosso exemplo do lago, podemos começar com quatro grupos tróficos que consistem nos peixes grandes, peixes pequenos, zooplâncton e fitoplâncton. Se um aumento no fitoplâncton causar um crescimento do zooplâncton, nos peixes pequenos e nos peixes grandes, a abundância dos grupos tróficos sofre um controle *bottom-up*. Caso um aumento na abundância dos peixes grandes cause uma diminuição nos peixes pequenos, uma elevação no zooplâncton, sobre o qual os peixes pequenos alimentam-se, e um decréscimo no fitoplâncton, a abundância dos grupos tróficos sofre um controle *top-down*.

Por muitos anos, os ecólogos debateram se as comunidades são mais comumente controladas de cima para baixo ou de baixo para cima. Se pensarmos nas teias alimentares como tendo três amplos níveis tróficos, o controle *top-down* pelos predadores reduziria a abundância de herbívoros e isto resultaria em uma abundância de vegetação. Em um artigo clássico, publicado em 1960, Nelson Hairston, Frederick Smith e Lawrence Slobodkin sugeriram que, como a maioria das comunidades contém certa abundância de vegetação, os grupos tróficos devem ser controlados de cima pela teia alimentar.

Suas hipóteses causaram um grande debate entre os ecólogos e inspiraram pesquisadores a descobrir padrões de abundância na natureza e conduzir experimentos de manipulação. Por exemplo, quando os pesquisadores levantaram a abundância do zooplâncton e do fitoplâncton, descobriram que os lagos com mais fitoplâncton também tinham mais zooplâncton, o que sugeriu a abundância de zooplâncton como sendo controlada de cima para baixo. Contudo, quando conduziram experimentos de manipulação nos quais adicionaram pequenos peixes para comer o zooplâncton, a abundância de zooplâncton diminuiu, o que causou uma cascata trófica, a qual possibilitou ao fitoplâncton aumentar. Isso sugeriu que a abundância de espécies na comunidade era controlada de cima para baixo. Ao longo das últimas duas décadas, tornou-se claro que muitas comunidades são simultaneamente controladas tanto de cima para baixo pelos predadores quanto de baixo para cima pelos recursos. Por exemplo, o número de zooplâncton em um lago pode ser influenciado tanto pela quantidade de fitoplâncton disponível para consumo quanto pelo número de pequenos peixes disponíveis para consumir o zooplâncton.

Controle bottom-up Quando as abundâncias dos grupos tróficos na natureza são determinadas pela quantidade de energia disponível dos produtores em uma comunidade.

Controle top-down Quando a abundância dos grupos tróficos é determinada pela existência de predadores no topo da teia alimentar.

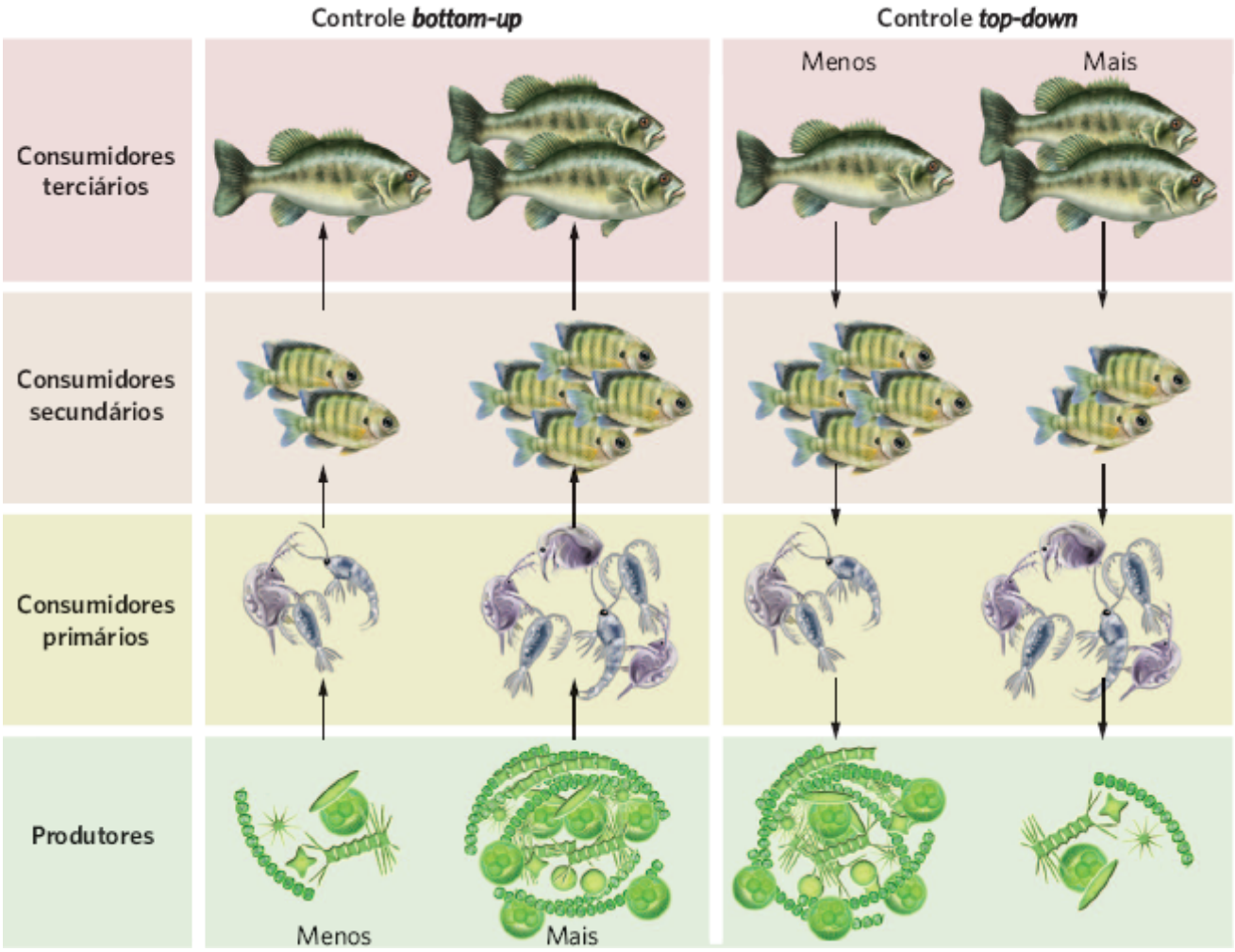


Figura 18.21 Controles *top-down* e *bottom-up* das comunidades. Quando as comunidades são controladas de baixo para cima, um aumento na abundância dos produtores resulta em um crescimento da abundância dos níveis tróficos mais altos. Se as comunidades são controladas de cima para baixo, uma cascata trófica ocorre do topo para o fundo: o nível trófico exatamente abaixo do predador do topo diminui em abundância e o próximo nível trófico aumenta.

As comunidades respondem às perturbações com resistência, resiliência ou revezando entre estados estáveis alternativos

As comunidades normalmente sofrem perturbações tanto de causas naturais quanto de causas humanas. Seja qual for a razão por trás da perturbação, a questão-chave é se a comunidade será afetada e, se ela o for, retornará à sua condição original ou tornar-se-á uma comunidade significativamente diferente. Para responder essa questão, precisamos considerar os conceitos de *estabilidade da comunidade* e *estados estáveis alternativos*.

ESTABILIDADE DA COMUNIDADE

Como vimos por todo este capítulo, as comunidades podem sofrer grandes mudanças quando as abundâncias de determinadas espécies mudam. Dado um tempo suficiente, a maioria das comunidades alteradas pode retornar e assemelhar-se à sua estrutura original de riqueza de espécies, composição e abundância relativa. A capacidade de uma comunidade em manter uma estrutura específica é conhecida como a **estabilidade da comunidade**. Há dois aspectos da estabilidade da comunidade, a *resistência da comunidade* e a *resiliência da comunidade*. A **resistência da comunidade** é uma medida de como uma comunidade muda quando é afetada por alguma perturbação, como a adição ou remoção de uma espécie. Por exemplo, poderíamos medir a resistência da comunidade após um predador ser removido procurando o quanto a abundância de herbívoros aumenta. Quanto menor a mudança, maior a resistência da comunidade à perturbação. A **resiliência da comunidade** é o tempo que ela leva após uma perturbação para retornar ao seu estado original.

Ter mais espécies ajuda as comunidades a recuperarem-se mais rapidamente das perturbações? Esta é uma questão ecológica interessante e de importância prática à medida que as atividades humanas progressivamente alteram a diversidade de espécies das comunidades biológicas. Um dos experimentos mais extensos sobre essa questão foi conduzido em campos nos quais os pesquisadores manipularam a diversidade de espécies de plantas em um ecossistema de pradaria em Minnesota por 1, 2, 4, 8 ou 16 espécies. Por 11 anos, eles monitoraram as abundâncias de mais de 700 espécies de herbívoros invertebrados e parasitoides invertebrados. Durante o experimento, quando o ambiente variava consideravelmente, os pesquisadores perguntavam-se que nível de diversidade de plantas proporcionou a estabilidade máxima da comunidade. Nesse estudo, a estabilidade da comunidade era medida como a quantidade de variação de ano para ano na abundância e na riqueza de espécies de herbívoros e predadores.

Em 2011, os pesquisadores relataram que aumentar o número de espécies de plantas proporcionava uma elevação da estabilidade das comunidades, como é possível verificar na Figura 18.22. Quando examinaram os herbívoros, mostrados na Figura 18.22A, descobriram que um aumento na riqueza de espécies de plantas causava um aumento na estabilidade da riqueza e da abundância dos herbívoros. Ao examinarem os predadores e parasitoides, exibidos na Figura 18.22B, descobriram que um aumento na riqueza de espécies de plantas causava um crescimento na estabilidade da riqueza, mas que não havia nenhum efeito sobre a estabilidade da abundância. A diversidade de plantas levou a maior estabilidade dos níveis tróficos mais altos, porque as comunidades com alta diversidade de plantas proporcionavam uma disponibilidade mais consistente de alimento e *habitat* para os herbívoros, predadores e parasitoides.

ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS

Às vezes, quando uma comunidade é perturbada, ela não retorna a seu estado original. Em vez disso, ela se configura em um **estado estável alternativo**, o qual ocorre quando uma comunidade é perturbada a tal ponto que a composição de espécies e abundância relativa das populações na comunidade muda, e a nova estrutura da comunidade é resistente a uma mudança adicional. Para uma comunidade mover-se de um estado estável para um estado estável alternativo, isso geralmente requer uma grande perturbação, como a remoção de uma espécie-chave ou uma mudança dramática no ambiente.

Estabilidade da comunidade Capacidade de uma comunidade em manter uma estrutura específica.

Resistência da comunidade O quanto uma comunidade muda quando sofre alguma perturbação, como a adição ou remoção de uma espécie.

Resiliência da comunidade Tempo que leva após uma perturbação para uma comunidade retornar ao seu estado original.

Estado estável alternativo Quando uma comunidade é perturbada a tal ponto que a composição de espécies e abundância relativa das populações na comunidade muda, e a nova estrutura da comunidade é resistente a uma mudança adicional.

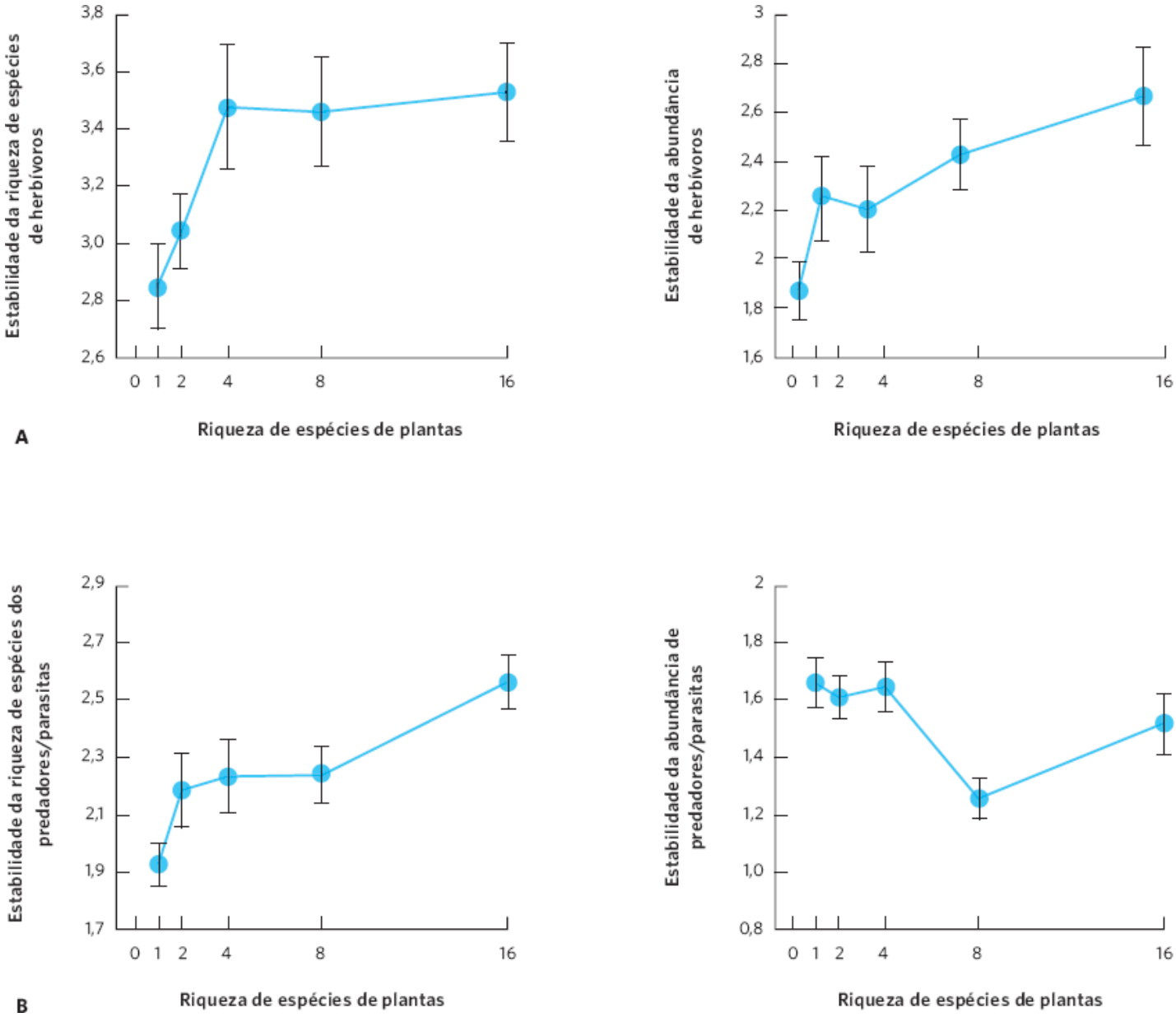


Figura 18.22 Riqueza de espécies e estabilidade da comunidade. Os pesquisadores manipularam a riqueza de espécies de plantas e, então, monitoraram a estabilidade da abundância e a riqueza de espécies de herbívoros invertebrados, predadores e parasitoides. **A.** Um aumento na diversidade de plantas causou maior estabilidade de riqueza e abundância de herbívoros. **B.** O aumento na diversidade de plantas também ocasionou maior estabilidade da riqueza de predadores e parasitoides, mas não teve efeito sobre a estabilidade da abundância. Em todos os casos, a estabilidade é definida como o inverso do coeficiente de variação, que se trata do desvio padrão dividido pela média. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Haddad NM. Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters*. 2010; 14:42-6.)

Mover-se entre estados estáveis alternativos é uma coisa que acontece comumente onde biomas de pradaria e floresta juntam-se no meio-oeste dos EUA. Durante os anos de chuvas abundantes, o fogo é eliminado, e as árvores avançam para dentro da pradaria. Uma vez que as árvores estabeleceram-se, elas sombreiam muitas das gramíneas e as espécies de gramínea têm pouca chance de recuperar-se. Além disso, a sombra das árvores retém a umidade do solo, o que reduz ainda mais a probabilidade de um futuro incêndio. Durante os anos de seca, contudo, os incêndios são mais comuns e grandes incêndios podem matar árvores, o que favorece a dispersão das gramíneas onde as árvores antes encontravam-se. Uma vez que a gramínea está estabelecida, é difícil para as árvores moverem-se para dentro da pradaria porque elas são bem adaptadas a rebrotarem após os incêndios, enquanto as árvores não o são.

Os estados estáveis alternativos também ocorrem nos ambientes aquáticos. Por exemplo, as comunidades entremarés na costa de Maine são tipicamente dominadas pela alga-marrom *Ascophyllum nodosum*. Durante o inverno, contudo, a ação abrasiva do gelo pode raspar áreas com essa alga-marrom, e as áreas passam a ser dominadas pela alga-vesicular, *Fucus vesiculosus*, ou pela craca *Semibalanus balanoides*. Para determinar se essas comunidades alternativas são dependentes de grandes perturbações, os pesquisadores simularam a raspagem do gelo sobre a costa limpando áreas de 1, 2, 4 e 8 m^2. Como mostrado na Figura 18.23, raspar áreas pequenas não causou mudança para comunidades alternativas, mas raspar grandes áreas o fez; o local de face norte de Mackerel Cove foi dominado pelas cracas porque ele era mais protegido de grandes ondas. O local de face sul, Toothacker Cove, ficou tomado por *F. vesiculosus* pois era mais exposto às ondas. A

troca para um estado alternativo ocorreu em razão de *A. nodosum* ser uma dispersora pobre e, por isso, lenta para cobrir áreas recentemente raspadas, comparada com *F. vesiculosus* e as cracas. Contudo, *A. nodosum* é um competidor superior por espaço e, assim, ao longo do tempo, ela pode, em última instância, ser capaz de tomar conta das áreas abertas. Os pesquisadores descobriram que a alga-vesicular e as cracas eram capazes de continuar a dominar os locais por pelo menos 20 anos.

Neste capítulo, vimos que as comunidades são compostas de grandes números de espécies que interagem e operam em teias alimentares. A natureza interconectada das teias alimentares significa que mudanças na abundância de uma espécie podem afetar potencialmente muitas outras espécies na comunidade. Em Ecologia hoje | Correlação dos conceitos, veremos que compreender a conectividade das espécies foi uma chave para descobrir os efeitos da poluição sobre os anfíbios.

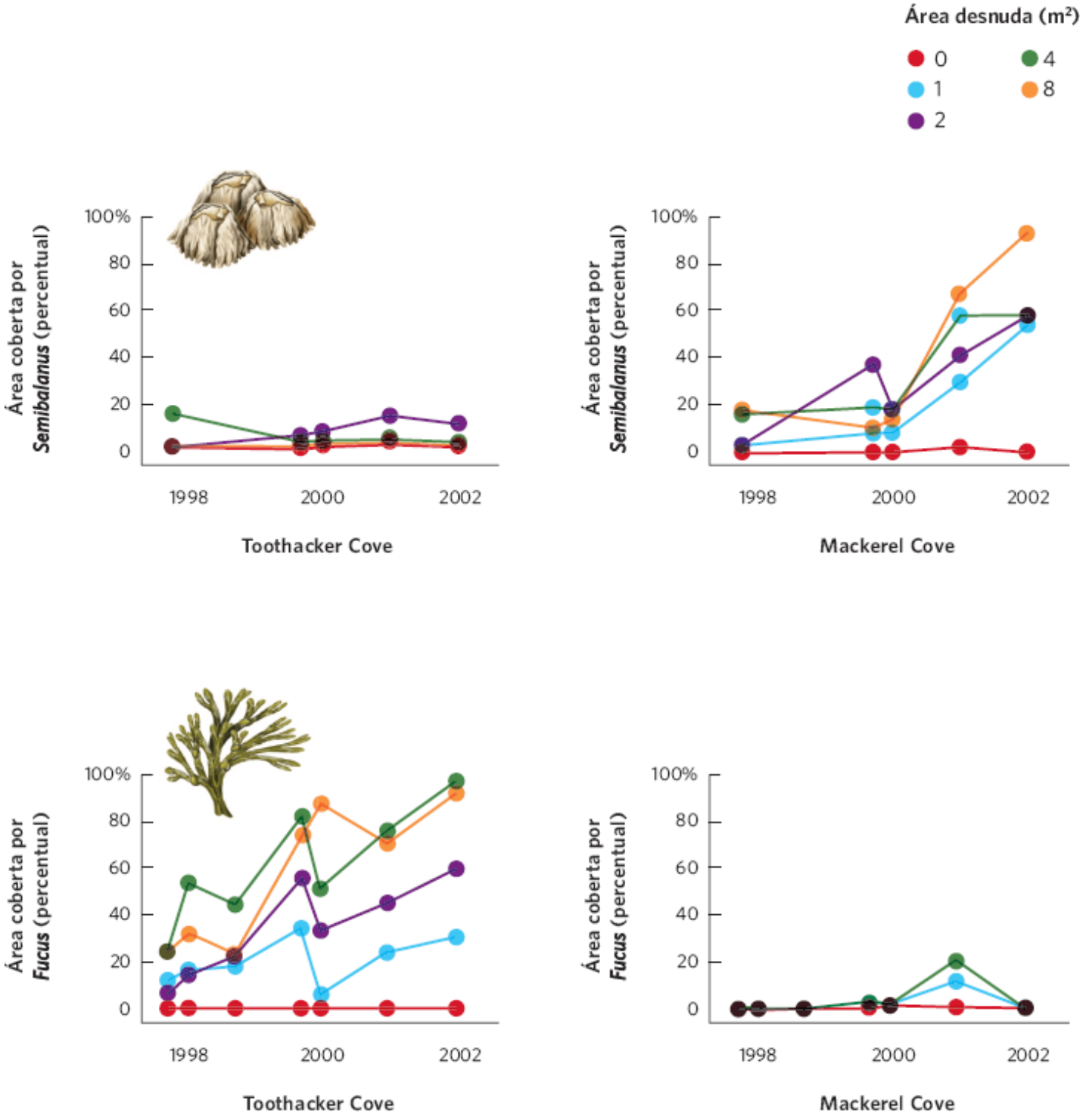


Figura 18.23 Estados estáveis alternativos. As comunidades entremarés do Maine são normalmente dominadas pela alga *A. nodosum*. Quando os pesquisadores rasparam áreas de diferentes tamanhos em 1996 e, então, monitoraram a colonização das áreas raspadas, descobriram que as áreas raspadas maiores trocaram para estados estáveis alternativos. Em Toothacker Cove, um local com uma exposição para o sul, as comunidades tornaram-se dominadas pela alga *F. vesiculosus*. Em Mackerel Cove, um local com exposição para o norte, as comunidades ficaram tomadas pelas cracas. (Dados de Petraitis PS, Dudgeon SR. Divergent succession and implications for alternative states on rocky intertidal shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2005; 326:14-26.)

EFEITOS LETAIS DOS PESTICIDAS EM CONCENTRAÇÕES NÃO LETAIS

Rã-leopardo. Baixas concentrações de um inseticida que não podem matar os girinos da rã-leopardo podem matar outras espécies na comunidade. Isso dispara uma cadeia de eventos que altera a teia alimentar e indiretamente impede que as rãs-leopardo alcancem a metamorfose. (Fotografia de Lee Wilcox.)

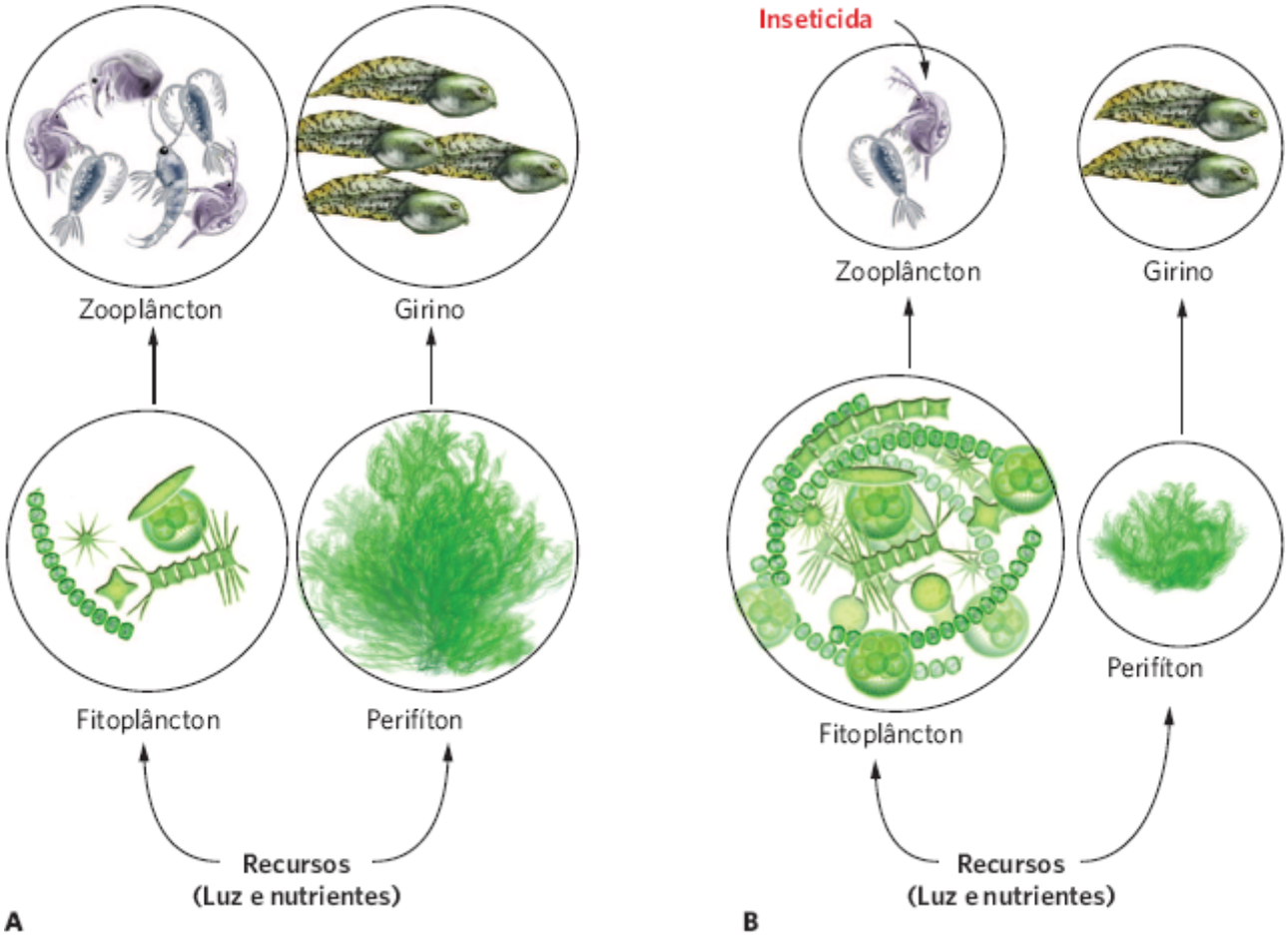
Apreciar a conectividade das espécies em uma teia alimentar pode ajudar-nos a compreender alguns dos efeitos que nossas atividades têm sobre as comunidades ecológicas. Os pesticidas, por exemplo, proporcionam importantes benefícios ao proteger as plantações e, assim, melhorar a saúde humana, e seu uso disseminado tem-se tornado comum nas comunidades ecológicas. Manter as concentrações de pesticidas abaixo de níveis letais para os organismos que não são pragas é a chave para assegurar que os pesticidas causem danos somente às pragas, mas não às outras espécies. Os pesticidas são testados em diversas espécies no laboratório para determinar as concentrações que causam morte. Contudo, os testes do laboratório não consideram o fato de que as espécies são parte de uma teia alimentar. Portanto, os pesquisadores têm-se perguntado se um pesticida que não é diretamente letal para uma determinada espécie pode, no entanto, ter impacto indireto que cause sua mortalidade.

Alguns dos pesticidas mais bem estudados são aqueles usados para o controle de insetos terrestres que danificam plantações assim como os insetos (p. ex., mosquitos) que transmitem doenças infecciosas. O inseticida mais comumente aplicado é malation, que impacta o sistema nervoso dos animais e é altamente letal para os insetos e outros invertebrados. Com base em um teste de espécie única no laboratório, os cientistas pensaram que as concentrações encontradas na natureza não fossem letais para os animais vertebrados.

Em uma série de experimentos, os pesquisadores examinaram os efeitos de malation em grandes tanques externos que continham muitos dos componentes dos alagados naturais, incluindo algas, zooplâncton e girinos (ver Figura 1.18B). É conhecido de longa data que os inseticidas como o malation eram altamente tóxicos para o zooplâncton, que são pequeninos crustáceos, mas pouco era conhecido sobre quão fortes reduções no zooplâncton poderiam afetar outras espécies na cadeia alimentar.

Em um desses experimentos, os pesquisadores adicionaram girinos de rãs-da-madeira e rãs-leopardo (*Rana pipiens*) a tanques e, desse modo, manipularam o malation de quatro maneiras diferentes: nenhum malation para servir como um controle, 50 partes por bilhão (ppb) no início do experimento, 250 ppb no início do experimento, ou 10 ppb em 1 vez/semana. Estas manipulações possibilitaram aos pesquisadores perguntarem-se se aplicações pontuais, grandes ou múltiplas poderiam alterar a teia alimentar de uma maneira que pudesse afetar também os anfíbios.

Logo após a aplicação do malation, as populações de zooplâncton declinaram para números muito baixos em todos os tanques tratados com o inseticida. Esse declínio não causou surpresa, dado que o zooplâncton é conhecido como muito sensível aos inseticidas, mas ele disparou uma cadeia de eventos que, em última instância, acometeu os anfíbios. O zooplâncton alimenta-se do fitoplâncton. Quando malation foi adicionado e o zooplâncton morreu, as populações de fitoplâncton rapidamente cresceram muito nas poucas semanas seguintes. Esse rápido crescimento, conhecido como *bloom* algal, fez com que a água se tornasse verde-ervilha.



Efeitos de um inseticida sobre uma comunidade aquática. A. Na ausência de um inseticida, o zooplâncton é abundante e consome fitoplâncton. Ete consumo mantém a água relativamente clara e possibilita que a luz solar alcance o fundo de um alagado, no qual o perifíton cresce e serve como alimento para os girinos. **B.** Quando um inseticida é adicionado, as populações de zooplâncton são dramaticamente reduzidas, o que possibilita um aumento no fitoplâncton. O fitoplâncton abundante faz com que a água fique verde e impede que a luz do sol atinja o perifíton no fundo do alagado. Com menos luz disponível, o perifíton cresce de maneira pobre, o que limita o crescimento dos girinos. O número de indivíduos que aparecem em cada grupo indica a mudança relativa da biomassa.

Quando a água fica verde com fitoplâncton, a luz do sol não pode mais alcançar o fundo da coluna de água, em que outro grupo de algas, conhecido como o *perifíton*, cresce aderido a substratos como solo e folhas. O perifíton não pode crescer muito bem com menos luz disponível e, por conta disso, dentro de umas semanas após o início do *bloom* do fitoplâncton, o perifíton declinou em abundância, especialmente naquelas comunidades que receberam 10 ppb de malation a cada semana. Nesse tratamento, as populações dizimadas de zooplâncton não poderiam apresentar qualquer resiliência, porque as adições semanais de malation continuamente reduziam as populações em recuperação.

O perifíton é uma fonte primária de alimento para os anfíbios; sem ele, eles não podem crescer e metamorfosear-se. Felizmente, as "rãs-da-madeira" desenvolvem-se rapidamente. No experimento, as "rãs-da-madeira" (*Lithobates sylvaticus*) metamorfosearam-se após somente 5 semanas, o que significa terem sido capazes de metamorfosearem-se antes que o *bloom* de fitoplâncton causasse um declínio no seu recurso alimentar de perifíton. Em consequência, o crescimento e a sobrevivência das "rãs-da-madeira" não foram afetados pelo inseticida.

As rãs-leopardo, contudo, não foram tão afortunadas. Como precisam de 7 a 10 semanas de crescimento antes que os girinos possam metamorfosear-se, elas sofreram o efeito total do declínio do perifíton quando o inseticida ainda agia. De fato, as rãs-leopardo tiveram um crescimento tão atrofiado nos tanques com a adição semanal de 10 ppb de malation, que quase metade delas não conseguiu metamorfosear-se antes que seu ambiente aquático secasse no fim do verão.

Essa pesquisa demonstrou pela primeira vez que uma concentração baixa de inseticida que não é diretamente letal aos anfíbios pode ser indiretamente letal. O inseticida iniciou uma cadeia de eventos que se propagou pela teia alimentar e causou a morte de praticamente metade das rãs-leopardo. Além disso, a aplicação em menor quantidade do inseticida, o qual foi aplicado a cada semana, tinha um efeito muito maior sobre as rãs-leopardo do que aplicações pontuais contendo 25 vezes mais inseticida.

Esses resultados sublinham a importância de compreender a ecologia no nível da comunidade. Quantificar os efeitos diretos do inseticida sobre os anfíbios sugeriu que isso poderia não causar danos aos animais, mas os testes que incorporaram uma abordagem de teia alimentar com efeitos indiretos descobriram que o inseticida poderia matar aproximadamente metade dos animais.

Fontes: Relyea RA. The impact of insecticides and herbicides on the biodiversity and productivity of aquatic communities. *Ecological Applications.* 2005; 15:618-27.
Relyea RA, Diecks N. An unexpected chain of events: lethal effects of pesticides on frogs at sublethal concentrations. *Ecological Applications.* 2008; 18:1728-42.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **As comunidades podem ter fronteiras definidas ou graduais.** As comunidades frequentemente existem em zonas que refletem mudanças nas condições bióticas e abióticas. Com base nos grupos de espécies, os ecólogos classificam as comunidades em termos das condições biológicas ou físicas dominantes. Embora algumas comunidades tenham fronteiras distintas, em resultado de mudanças agudas nas condições ambientais, a maioria delas contém espécies com abrangências geográficas que são independentes umas das outras, o que produz mudanças graduais na composição das comunidades à medida que nos movemos pela paisagem.

■ **A diversidade de uma comunidade incorpora tanto o número quanto a abundância relativa das espécies.** A riqueza de espécies é o número de espécies em uma comunidade, enquanto a uniformidade de espécies é a similaridade da abundância relativa entre as espécies em uma comunidade. As curvas de classificação de abundância são representações gráficas da riqueza e da uniformidade. Quando nós plotamos as classes de abundância individual contra o número de espécies que se enquadram em cada classe, as comunidades normalmente apresentam uma distribuição log-normal, o que significa que poucas espécies têm muitos ou poucos indivíduos, além de a maioria das espécies ter um número intermediário de indivíduos.

■ **A diversidade de espécies é afetada pelos recursos, pela diversidade de habitat, espécies-chave e perturbação.** Aumentos na abundância de recursos e no número de diferentes recursos podem alterar a diversidade de espécies. Aumentos na diversidade de *habitat* oferecem uma grande diversidade de nichos, o que favorece uma variedade maior de espécies. As espécies-chave podem alterar a composição de espécies em uma comunidade porque elas têm grandes efeitos, mesmo que não sejam particularmente numerosas. As perturbações também interferem na diversidade de espécies das comunidades, com a diversidade máxima ocorrendo nas comunidades que sofrem perturbações, as quais são intermediárias em frequência ou intensidade.

■ **As comunidades são organizadas em teias alimentares.** As cadeias alimentares são representações lineares de como espécies diferentes em uma comunidade alimentam-se umas das outras, enquanto as teias alimentares são representações mais complexas e realistas. As espécies em uma teia alimentar podem ser classificadas em níveis tróficos e guildas de como elas obtêm sua energia: produtores, consumidores primários, consumidores secundários e consumidores terciários. Como as espécies existem em teias alimentares, a abundância de cada espécie é afetada não apenas pelos efeitos diretos, mas também por efeitos indiretos mediados pela densidade e pelos atributos. Por causa desses efeitos indiretos, as comunidades podem sofrer cascatas tróficas de cima da cadeia alimentar para baixo, e de baixo para cima.

■ **As comunidades respondem às perturbações com resistência, resiliência ou revezando entre estados estáveis alternativos.** Comunidades resistentes mostram pouca ou nenhuma resposta a uma perturbação. As comunidades resilientes podem ser afetadas pela perturbação, mas elas retornam aos seus estados originais de maneira relativamente rápida. Algumas comunidades respondem a grandes perturbações movendo-se para estados estáveis alternativos, nos quais a comunidade persiste com uma composição diferente de espécies por um tempo relativamente longo.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Quais são as diferenças entre as perspectivas de comunidade interdependente e independente de Frederic Clements e Henry Gleason?

2. Dado que as distribuições de muitos animais são determinadas pela composição de espécies da comunidade de plantas, o que você poderia prever sobre a diversidade de animais em um ecótono?

3. Como os dados de Robert Whittaker sobre composição de espécies de plantas ao longo de gradientes de temperatura e umidade nas montanhas proporcionam evidências contra a ideia de comunidades interdependentes?

4. Explique por que os ecólogos consideram tanto a riqueza de espécies quanto a uniformidade de espécies quando eles quantificam a diversidade de espécies.

5. Compare e confronte as distribuições de abundância log-normal e as curvas de abundância ranqueada.

6. Por que um aumento nos recursos totais ou no número de recursos adicionados normalmente leva a declínios na diversidade de espécies?

7. Explique por que nós normalmente encontramos mais espécies sob condições de perturbação intermediária em comparação com perturbações raras ou frequentes?

8. Por que você esperaria que as comunidades com menos espécies apresentem um número menor de níveis tróficos?

9. Explique a diferença entre os efeitos indiretos mediados pela densidade e pelos atributos.

10. O que significa dizer que uma comunidade apresenta controle *top-down versus* controle *bottom-up*?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | DISTRIBUIÇÕES LOG-NORMAL E CURVAS DE ABUNDÂNCIA RANQUEADA

Foi solicitado avaliar a diversidade de espécies em uma área de campo e você encontrou 16 espécies que variam em abundância relativa. Usando os dados na tabela, crie uma curva de abundância ranqueada e uma de distribuição log-normal.

CLASSIFICAÇÃO DA ESPÉCIE	ABUNDÂNCIA ABSOLUTA	ABUNDÂNCIA RELATIVA	CATEGORIA LOG-NORMAL
1	308	0,385	$128
2	121	0,151	64 a < 128
3	65	0,081	64 a < 128
4	62	0,078	32 a < 64
5	51	0,064	32 a < 64
6	41	0,051	32 a < 64
7	31	0,039	16 a < 32
8	30	0,038	16 a < 32
9	27	0,034	16 a < 32
10	18	0,023	16 a < 32
11	15	0,019	4 a < 8
12	13	0,016	4 a < 8
13	8	0,010	4 a < 8
14	5	0,006	2 a < 4
15	4	0,005	2 a < 4
16	1	0,001	< 2
Total =	800		

CAPÍTULO 19

Sucessão da Comunidade

Baía da Geleira, Alasca. Em 1794, uma geleira que tinha mais de 1.200 m de espessura cobria tudo exceto a entrada da baía. Desde então, as geleiras têm derretido e retrocedido, deixando para trás um grande corpo de água. (Fotografia de Ron Niebrugge/wildnatureimages.com.)

Geleiras em Retraçãono Alasca

No sudeste do Alasca (em uma região chamada de “cabo de frigideira”, *panhandle*), próximo a Juneau, uma faixa de terra tem passado por incríveis mudanças durante os últimos 200 anos. Em 1794, o Capitão George Vancouver descobriu uma entrada que ia em direção à contemporânea Juneau. Para o norte da entrada, havia uma geleira maciça que media mais de 1 km de espessura e 32 km de largura. Quando o naturalista John Muir visitou o sítio da geleira em 1879, 85 anos após a expedição do capitão Vancouver, ficou chocado ao descobrir que a geleira havia recuado aproximadamente 80 km e deixado para trás uma grande baía. Além disso, enquanto a maioria das baías no Alasca era fortemente florestada, as costas dessa nova baía eram relativamente desnudas. À medida que Muir explorava, ele descobriu diversos lugares com grandes troncos remanescentes de cicuta, choupo-negro (*Populus trichocarpa*), e árvores do abeto-sitka que haviam sido arrancadas pela geleira conforme esta foi avançando séculos atrás. Muir não tinha como saber que ele estava olhando para uma das geleiras de mais rápido derretimento do mundo.

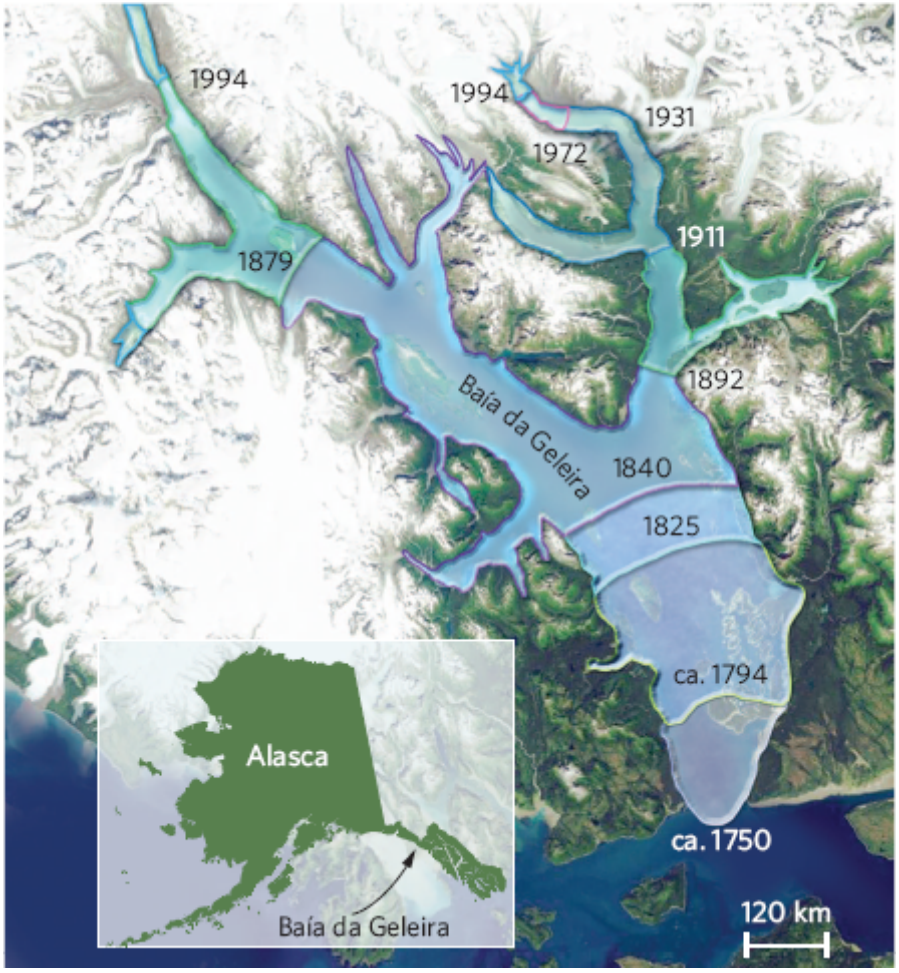
“Quando o naturalista John Muir visitou o sítio da geleira em 1879, 85 anos após a expedição do capitão Vancouver, ficou chocado ao descobrir que a geleira havia recuado aproximadamente 80 km e deixado para trás uma grande baía”.

Os escritos de John Muir sobre o mundo natural foram amplamente lidos. Em 1916, William Cooper, um ecólogo que estava particularmente intrigado pelas histórias de Muir sobre o Alasca, fez a primeira de várias expedições ao sítio que se tornou conhecido como a baía da Geleira. Nessas expedições, ele levantou as plantas que cresciam em vários sítios ao longo da costa da baía, incluindo aqueles nos quais a geleira existiu durante a visita de Vancouver e naqueles onde a geleira havia retrocedido somente recentemente. Ele também montou parcelas em volta da baía para registrar as mudanças na vegetação em vários locais que planejou verificar quando retornasse em expedições subsequentes.

Cooper raciocinou que os sítios expostos por mais tempo teriam tido mais tempo para recuperar-se no tipo de floresta existente antes de as geleiras terem avançado muitos séculos anteriormente. Por outro lado, ele esperava que os sítios recentemente expostos fossem apresentados como rocha nua e cascalho, representando os primeiros estágios de uma floresta em desenvolvimento. Sobre esses sítios recentemente expostos, Cooper encontrou musgos, liquens, herbáceas e pequenos arbustos. Os sítios que haviam sido expostos de 35 a 45 anos tinham espécies altas de arbustos de salgueiro e amieiro e árvores de choupo-negro. Os sítios com mais de 100 anos continham árvores de abetos-sitka, e sítios com mais de 160 anos tinham cicuta no sub-bosque. Ao examinar as mudanças nas comunidades de plantas nos sítios que haviam sido expostos a diferentes períodos de tempo, ele foi capaz de elaborar a hipótese de como as florestas do Alasca responderam à maciça perturbação de uma geleira avançando e retrocedendo.

As observações de Vancouver, Muir e Cooper pavimentaram o caminho por mais de um século da pesquisa ecológica na baía da Geleira. De fato, as parcelas terrestres originais montadas por Cooper são ainda monitoradas nos dias de hoje, como também os córregos locais que foram criados pela geleira derretendo. Como veremos neste capítulo, mudanças em longo prazo nas comunidades ecológicas seguem padrões previsíveis, que são importantes para compreendermos os meios pelos quais as comunidades terrestres e aquáticas mudam ao longo do tempo e os processos subjacentes a essas mudanças.

Fontes: Cooper WS. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska II: the present vegetation cycle. *Ecology* 1923; 4:223-46.
Fastie CL. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 1995; 76:1899-916.



Taxa de retração da geleira. As observações históricas do capitãoGeorge Vancouver, John Muir, William Cooper e os pesquisadores atuais indicam que a geleira na baía da Geleira tem retrocedido rapidamente durante os últimos 200 anos.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A sucessão ocorre em uma comunidade quando as espécies substituem umas às outras ao longo do tempo.
- A sucessão pode ocorrer por meio de mecanismos diferentes.
- A sucessão nem sempre produz uma única comunidade clímax.

▶ Como as comunidades ecológicas normalmente sofrem pouca mudança em semanas ou meses, é tentador pensar em uma comunidade como uma coleção estática de espécies. Contudo, as comunidades geralmente passam por mudanças na composição de espécies e na abundância relativa durante períodos longos de tempo. Essas mudanças nas comunidades com o tempo são especialmente evidentes quando uma comunidade sofre uma grande perturbação, como a geleira retrocedendo na baía da Geleira. Outros exemplos incluem um campo que tenha sido arado, uma floresta que tenha passado por um incêndio intenso, ou um lago que secou durante uma seca, mas foi subsequentemente preenchido. Nesses casos, a comunidade lentamente é reconstruída e, dado um tempo suficiente, ela geralmente se assemelha à comunidade original que existia antes da perturbação. Neste capítulo, exploraremos como a composição de espécies nas comunidades muda ao longo do tempo. Discutiremos também as evidências que os cientistas têm usado para quantificar essas mudanças, tanto nas comunidades terrestres quanto nas aquáticas, e descreveremos como os estudos modernos têm alterado as hipóteses originais. Compreender essas mudanças é crítico para os cientistas que tentam prever como as comunidades poderiam responder a futuras perturbações ambientais, como furacões e incêndios, ou às atividades antrópicas, entre as quais a mineração e a exploração de madeira. Tal compreensão é também crítica para os cientistas que tentam prever os impactos de perturbações maiores, como a mudança do clima global.

A sucessão ocorre em uma comunidade quando as espécies substituem umas às outras ao longo do tempo

O processo de **sucessão** em uma comunidade é a mudança na composição de espécies com o tempo. Por exemplo, quando um campo é arado, mas não cultivado, ele logo é colonizado por gramíneas e flores silvestres. Nos climas com suficiente precipitação, as gramíneas e as flores silvestres serão, em algum momento, substituídas por arbustos e, então, por árvores grandes. Cada estágio de mudança da comunidade durante o processo de sucessão é conhecido como um **estágio seral**. As primeiras espécies a chegar a um local são conhecidas como **espécies pioneiras**. Essas espécies tipicamente têm a capacidade de dispersarem-se por longas distâncias e alcançarem rapidamente um local perturbado. O estágio seral final nesse processo de sucessão é conhecido como a **comunidade clímax**. Uma comunidade clímax é geralmente composta pelo grupo de organismos que dominam um bioma específico. Como veremos, uma comunidade clímax pode ser obtida por diversas sequências diferentes ao longo do tempo e também continuar a sofrer mudanças.

Sucessão Processo pelo qual a composição de espécies de uma comunidade muda com o tempo.

Começaremos esta seção considerando dois métodos de observação que os ecólogos empregam para estudar a sucessão: direto e indireto. Então, examinaremos como essas técnicas ajudam os cientistas a examinar os padrões sucessionais em diversos ambientes terrestres e aquáticos. Embora a maioria dos estudos de sucessão esteja focalizada nas mudanças nas comunidades de plantas, há também mudanças associadas às espécies de animais que dependem de plantas para alimento e *habitat*. Muito menos estudada é a sucessão que ocorre sobre a matéria orgânica morta, como troncos de madeira podre e carcaças de animais.

OBSERVAÇÃO DA SUCESSÃO

Observar a sucessão em uma comunidade pode consumir diferentes quantidades de tempo dependendo das histórias de vida das espécies envolvidas. Por exemplo, a sucessão dos decompositores em um animal morto pode acontecer em questão de semanas ou meses. Por outro lado, a sucessão de uma floresta pode levar centenas de anos. Quando a sucessão ocorre em horizontes longos de tempo, os cientistas modernos podem, por vezes, voltar aos locais que foram estudados por outros cientistas décadas ou mesmo séculos atrás e observar como a composição de espécies de uma área tem se modificado com o tempo. Em outros casos, quando os cientistas não têm dados históricos para uma área, eles devem usar métodos mais indiretos para estimar o padrão de sucessão. Como veremos, usar abordagens múltiplas diretas e indiretas para examinar sucessão proporciona um quadro mais completo de como as comunidades mudam com o tempo.

Observações diretas

A maneira mais clara de documentar a sucessão em uma comunidade é pela observação direta das mudanças no tempo. Nós já descrevemos a pesquisa da baía da Geleira, um exemplo bem conhecido de sucessão observada diretamente. Outro exemplo está na pequena ilha de Krakatoa, Indonésia.

Em 1883, uma erupção vulcânica maciça em Krakatoa jogou para cima cerca de três quartos da ilha, como esboçado na Figura 19.1A. A parte remanescente dela foi coberta com uma camada de cinza vulcânica que eliminou toda a vida. Os pesquisadores começaram a visitá-la após a erupção para documentar como e quando as diversas espécies retornariam, e se a comunidade em desenvolvimento em algum momento seria semelhante àquela que existia na ilha antes da erupção. Por volta de 1886, os pesquisadores observaram que 24 espécies de plantas recolonizaram Krakatoa, como você pode ver na Figura 19.1B. Dez dessas espécies foram plantas que se dispersaram pelo mar, comuns em costas tropicais em toda aquela região. Muitas outras plantas eram gramíneas dispersadas pelo ar e samambaias cujas sementes e esporos flutuaram no ar vindas das ilhas adjacentes. Após mais um tempo, as sementes das árvores chegaram. Em 1920, a maior parte da ilha havia se desenvolvido em uma comunidade de floresta. A existência de *habitats* de floresta tornou a ilha mais hospitaleira para muitas espécies de aves e morcegos. As espécies de aves e morcegos que eram frutívoros trouxeram diversas sementes com eles em seus sistemas digestórios. Muitas das sementes que foram excretadas pelas aves e morcegos na ilha subsequentemente germinaram. Após a década de 1920, a maior parte das novas espécies de plantas na ilha era dispersada por animais, carregada por aves e morcegos visitantes. Atualmente, os cientistas continuam as observações diretas para monitorar como a sucessão na ilha é afetada pelas perturbações adicionais, entre erupções vulcânicas, erosão de depósitos de cinzas pelas ondas do oceano e fortes tempestades que passam pela região.

Observações indiretas

Como é difícil observar diretamente a sucessão em muitos tipos de comunidades, os pesquisadores pensaram maneiras de determinar os padrões de sucessão indiretamente. Os dois métodos mais comuns tentam olhar para trás no tempo a partir do tempo presente. Uma abordagem examina as comunidades regionais que iniciaram a sucessão em diferentes épocas. Por exemplo, a pesquisa clássica de Henry Cowles, no fim do século 19, examinou a sucessão de dunas de areia em Indiana ao longo da costa sul do lago Michigan. Cowles sabia que o nível da água no lago Michigan havia diminuído desde a última glaciação e novas dunas de areia haviam-se formado ao longo das bordas da linha da costa em retração. No tempo em que Cowles visitou o lago Michigan, o lago era cercado de múltiplas dunas de areia. As dunas mais antigas estavam bem longe da atual linha da costa, enquanto as mais novas estavam próximas à costa. Nessas dunas mais jovens, ele descobriu plantas esparsas como as arenárias (*Ammophila breviligulata*) e as gramíneas-de-caule-azul que representavam os estágios iniciais da sucessão, muito semelhantes às gramíneas dispersadas pelo vento que apareceram em Krakatoa durante os primeiros anos da sucessão. Mais afastado da água, as dunas mais antigas continham plantas maiores e mais abundantes, que incluíam herbáceas e diversas espécies de arbustos. Para além dessas plantas, nas dunas mais antigas, havia árvores de pinheiros, enquanto as dunas ainda mais antigas continham árvores de faia, carvalho, bordo e cicuta (Figura 19.2). Essas observações levaram Cowles a definir o conceito de uma **cronossequência**, a qual consiste em uma sequência de comunidades que existem ao longo do tempo em um determinado local. As cronossequências ajudam os ecólogos a compreender como a sucessão vem progredindo com o tempo em uma área específica. Muitos outros ecólogos subsequentemente usaram as cronossequência, inclusive William Cooper, um estudante graduado de Cowles que examinou as cronossequências na baía da Geleira.

Estágio seral Cada estágio de mudança em uma comunidade durante o processo de sucessão.

Espécie pioneira A primeira espécie a chegar em um local.

Comunidade clímax O estágio seral final no processo de sucessão.

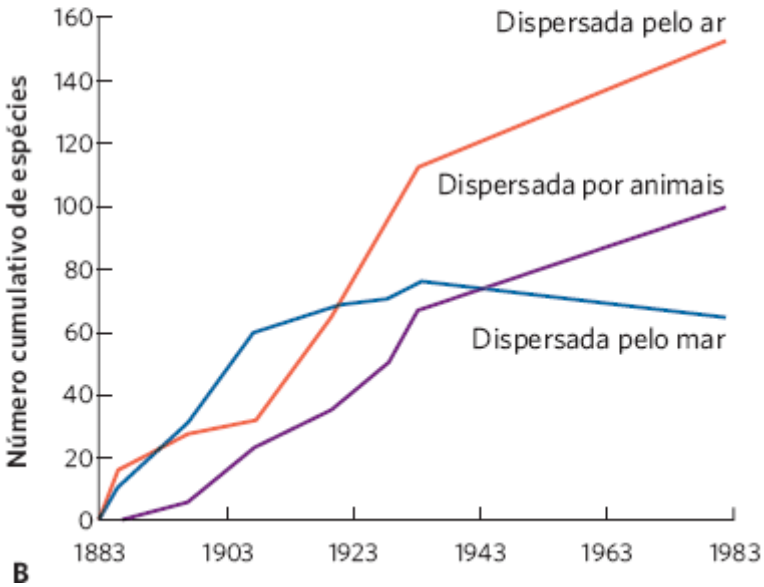


Figura 19.1 Observações diretas da sucessão. **A.** A ilha de Krakatoa, na Indonésia, sofreu uma erupção vulcânica maciça em 1883 que explodiu grande parte da ilha original e eliminou toda a vida. **B.** Desde então, pesquisadores vêm documentando a colonização de novas espécies na ilha ao longo do tempo. Inicialmente, a maioria das plantas que colonizavam a ilha era dispersada pelo mar e pelo vento. À medida que as florestas se desenvolviam, aves e morcegos que iam para a ilha levam sementes de muitas outras espécies de plantas. (Dados de Whittaker RJ *et al.* Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau islands, Indonesia. *Ecological Monographs.* 1989; 59:59-123.)

É possível também olhar para trás no tempo examinando o pólen e outras partes de plantas preservadas em camadas distintas de sedimentos de lagos e lagoas. As plantas florescentes produzem grãos de pólen com tamanhos e formas distintas. Quando esses grãos de pólen viajam pelo ar e pela terra até a superfície de um lago, eles nele afundam e, com o

tempo, ficam preservados em camadas de sedimentos no fundo do lago. Para determinar a idade de cada uma dessas camadas, os pesquisadores tiram uma amostra de coluna de sedimento que penetra por entre muitas camadas de lama no fundo do lago e usam uma técnica conhecida como a *datação por carbono* que identifica a idade do pólen em cada camada. Datar o pólen ajuda-os a determinar as mudanças nas espécies de plantas em torno do lago por períodos de centenas ou até mesmo milhares de anos.

Cronossequência Sequência de comunidades que existem ao longo do tempo em um determinado local.

Figura 19.2 Cronossequências. As dunas do Lago Michigan aumentam de idade quanto mais longe se afasta da água. Com base nessa relação, os pesquisadores examinaram a vida vegetal nas dunas de diferentes idades como uma maneira de estimar de que modo a sucessão procede ao longo do tempo. (Fotografia de Jeremy Sell.)

Sucessão no ambiente terrestre

Os pesquisadores investigando os ambientes terrestres centraram-se principalmente na sucessão das comunidades de plantas.

No ambiente terrestre, podemos categorizar a sucessão em dois tipos que são fundamentados em suas condições de partida: *sucessão primária* e *sucessão secundária*.

Em ambos os casos, vamos começar por discutir uma versão simplificada da sucessão terrestre que é representada por uma progressão ordenada ao longo do tempo. Posteriormente nesta seção iremos ver que a sucessão na comunidade terrestre pode ser muita mais complexa.

Sucessão primária

A **sucessão primária** é o desenvolvimento de comunidades em *habitats* que são inicialmente despidos de plantas e solo orgânico, como dunas de areia, fluxos de lava e rochas nuas. Esses ambientes inóspitos são colonizados por espécies que não exigem solo, como os liquens e musgos, os quais podem viver sobre superfícies de rochas, e gramíneas tolerantes à seca, capazes de colonizar dunas secas de areia (Figura 19.3). As espécies que colonizam primeiro esses lugares produzem pequenas partes de matéria orgânica, que se combinam com os processos de intemperização da rocha e atividade microbiana para criar solos que tornam o lugar mais hospitaleiro para outras espécies.

Sucessão primária Desenvolvimento de comunidades em *habitats* que são inicialmente despidos de plantas e solo orgânico, como as dunas de areia, os fluxos de lava e a rocha nua.

A B

Figura 19.3 Sucessão primária. A sucessão primária ocorre quando os organismos colonizam locais que são inicialmente desprovido de vida. **A.** Rochas nuas, como essas rochas em Wisconsin, são inicialmente colonizadas por liquens e musgos. **B.** As dunas de areia, como estas dunas ao longo das margens do Lago Michigan, são inicialmente colonizadas por gramíneas capazes de tolerar solos secos, arenosos, com pouca matéria orgânica. Fotografia de Lee Wilcox.

Sucessão secundária

A **sucessão secundária** é o desenvolvimento de comunidades em *habitats* que foram perturbados e não contêm plantas, mas ainda sim um solo orgânico. Por exemplo, a sucessão secundária ocorre em campos que foram arados ou florestas arrasadas por um furacão. Esses *habitats* tipicamente contêm solos bem desenvolvidos, raízes de plantas e sementes, e isso contribui para um rápido desenvolvimento de novas plantas após a perturbação.

A sucessão secundária pode ser observada em uma cronossequência de campos de agriculturas abandonadas. Um excelente exemplo disso é a Floresta de Duke, um laboratório a céu aberto na região do Piemonte da Carolina do Norte, composta por 1.900 ha de campos de agricultura abandonados e florestas que a Universidade Duke comprou em 1931. Para compreender o processo de sucessão nessa área, o ecólogo Henry Oosting visitou diversos sítios de fazendas, cada um dos quais abandonados em diferentes períodos de tempo. Ele descobriu um padrão claro de sucessão que começa com as plantas anuais e termina com as grandes árvores decíduas, como ilustrado na Figura 19.4. Mesmo antes do abandono, o capim-colchão (*Digitaria sanguinalis*) era comum nos campos. No primeiro verão após abandono, o capim-colchão e a "buva" dominaram os campos. Por volta do segundo verão, a ambrósia (*Ambrosia artemisiifolia*) e o áster (*Symphyotrichum ericoides*) predominaram nos campos, e, no terceiro verão, o andropogon (*Andropogon virginicus*) prevaleceu. Em seguida, vieram os arbustos, seguidos pelos pinheiros. Em cerca de 25 anos, os pinheiros, por fim, sobrepujam todas as espécies sucessionais anteriores. À medida que as décadas vão passando, as espécies de árvores decíduas chegam e começam a deslocar os pinheiros. Após cerca de 100 anos, as árvores decíduas dominam e constituem o último estágio seral na sequência sucessional.

Distingue-se a sucessão primária da secundária pelo ponto de partida da comunidade. Por exemplo, no meio-oeste dos EUA, uma área contendo rocha nua passará por estágios serais de liquens e musgos, ervas anuais, ervas perenes, arbustos, diversas espécies de árvores pioneiras e, por fim, uma floresta de faia-bordo. Por outro lado, uma área contendo solo nu começará com ervas anuais e, então, passará por muitos dos mesmos estágios serais em seu caminho para formar a mesma floresta de faia-bordo. Como veremos mais adiante neste capítulo, essa floresta de faia-bordo pode variar um tanto em sua composição de espécies de árvores dominantes.

Às vezes, a distinção entre sucessão primária e secundária não é clara, devido à intensidade com que uma perturbação pode ocorrer. Por exemplo, se um tornado que varre uma grande área de floresta normalmente não danificar os nutrientes do solo, as sementes e as raízes vivas, a sucessão acontece rapidamente. Por outro lado, um incêndio grave que queima

entre camadas orgânicas do solo da floresta exige que a comunidade comece de novo do zero, de uma maneira que se assemelha à da sucessão primária; há um solo, mas ele contém poucas sementes ou raízes que possam brotar imediatamente após o incêndio.

Complexidade da sucessão terrestre

Um dado bioma tem uma comunidade clímax característica, mas a sequência dos estágios serais pelos quais um local passa em sua trajetória na direção da comunidade clímax pode diferir dependendo das condições iniciais. Por exemplo, considere a sucessão de um campo, de uma duna de areia e de um alagado próximo do lago Michigan, em Indiana. O campo abandonado é tipicamente colonizado por ásteres que incluem a buva e a vara-dourada. A duna de areia é normalmente colonizada pelo gavieiro e pelas "gramíneas-azuis", que são gramíneas perenes capazes de estabilizar as dunas de areia e adicionar matéria orgânica ao solo. O alagado suporta plantas, como a tifa, que produz matéria orgânica; ao longo de muitos anos, essa matéria orgânica pode preencher o alagado e criar condições que possibilitem às plantas terrestres colonizarem o local. Em todos os três casos, a progressão dos estágios serais começa com uma comunidade diferente, mas termina com a mesma comunidade clímax de uma floresta dominada por faia ou por árvores de faia e bordo.

Sucessão secundária Desenvolvimento de comunidades em *habitats* que foram perturbados e não contêm plantas, mas ainda sim um solo orgânico.

Figura 19.4 Sucessão secundária. A sucessão secundária começa com um solo bem desenvolvido. Em uma floresta sazonal temperada, como esta da região do Piemonte, da Carolina do Norte, a comunidade clímax é uma floresta dominada por árvores decíduas.

Embora seja tentador pensar que a sucessão terrestre é um processo linear simples, estudos modernos demonstram que isso frequentemente não é o caso. A sequência de estágios serais pode ser bastante variável. Por exemplo, o conceito de cronossequências ajuda os ecólogos a observarem como uma comunidade muda no espaço e no tempo. Contudo, essa abordagem baseia-se na premissa de que locais mais antigos passam pelos mesmos estágios que os lugares mais jovens. Ela também assume que locais de idades diferentes não diferem em outros aspectos, como as condições históricas abióticas, a fertilidade do solo e as perturbações naturais e humanas. Quando nas cronossequências retornamos no tempo centenas de anos, pode ser difícil ou impossível confirmar que as localidades não diferem de modos que afetam a sucessão. Por exemplo, pesquisadores descobriram que locais de idade semelhante em uma dada área, às vezes, contêm diferenças importantes na composição de espécies, por causa de perturbações locais, como um tornado. Pesquisadores modernos observarão mudanças na composição de espécies, mas eles podem não saber que um tornado passou por aquela área.

A pesquisa da baía da Geleira proporciona um bom exemplo da complexidade de uma sucessão. Durante décadas, os ecólogos apresentaram um cenário simplificado de como as comunidades na baía da Geleira haviam mudado com o tempo. Com base nas observações originais de Cooper, eles identificaram a sucessão primária como um processo linear simplificado havia começado com os liquens, os musgos e as herbáceas. Em seguida, ocorreu um estágio seral contendo arbustos baixos, seguido por um estágio com arbustos altos que incluem os salgueiros, choupos-do-canadá e amieiros. O próximo estágio é dominado por árvores de abeto, e o estágio seral final é chamado de árvores de cicuta.

Pesquisas mais recentes usaram os anéis de árvores para datar a colonização das sequências sucessionais e têm chegado a uma conclusão diferente com relação à trilha da sucessão. O número de anéis de crescimento revela a idade de uma

árvore. Da idade da árvore, podemos determinar quando a primeira árvore apareceu em um local em relação a quando a geleira retrocedeu, abrindo o local para a sucessão. Por exemplo, agora sabemos que os locais mais antigos provavelmente nunca tiveram um estágio seral que incluiu as árvores do choupo-do-canadá, enquanto os locais mais jovens atualmente passam por um estágio de abundantes choupos-do-canadá. Além disso, as árvores de abetos e de cicuta rapidamente colonizaram locais que estavam expostos no início do século 19, mas não localidades que foram expostas no fim e início do século 20; é possível ver os dados para a árvore de abeto-sitka na Figura 19.5. Isso sugere que os solos nos locais mais antigos e mais jovens podem não ter sofrido as mesmas mudanças à medida que passaram pela sucessão.

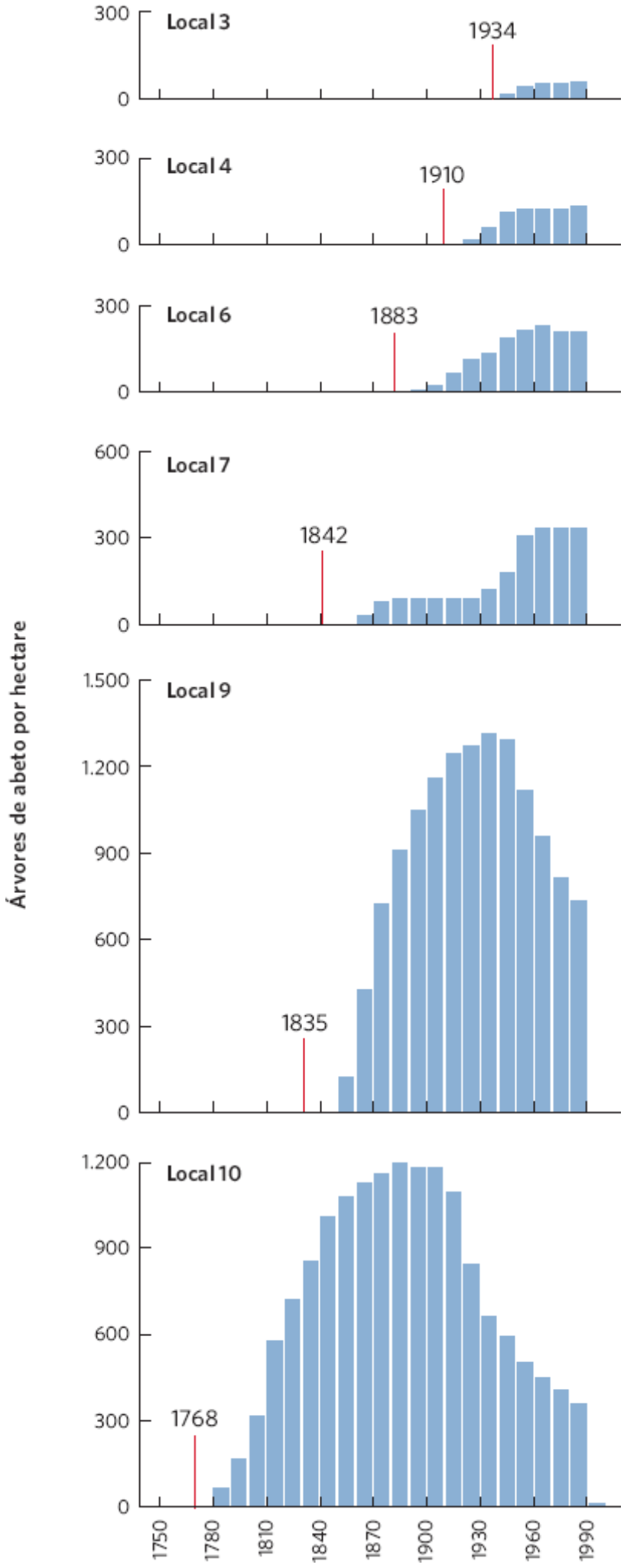


Figura 19.5 Sucessão complexa. Usando os anéis das árvores para datar as árvores do abeto-sitka de diferentes locais na baía da Geleira, podemos ver que os locais mais antigos sofreram uma colonização rápida pelo abeto após as geleiras retrocederem, enquanto as localidades mais jovens sofreram uma colonização lenta após as geleiras retrocederem. As linhas vermelhas

verticais indicam o ano aproximado da retração da geleira em cada local. (Dados de Fastie CL. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology*. 1995; 76:1899-916.)

Como as premissas subjacentes às cronossequências nem sempre estão sustentadas, a melhor abordagem é usar uma combinação dos métodos de pesquisa, incluindo as cronossequências, os registros de pólen e estudos em longo prazo de locais específicos passando pela sucessão. Em conjunto, esses estudos proporcionam uma descrição mais precisa da sucessão terrestre.

Sucessão animal

Os ecólogos tradicionalmente focalizam-se nas mudanças das espécies de plantas ao descrever a sucessão em ambientes terrestres. Contudo, essas mudanças acarretam alterações significativas nos *habitats* disponíveis para os animais, os quais causam transformações na comunidade dos animais. Por exemplo, um estudo clássico de David Johnston e Eugene Odum examinou a distribuição de espécies de aves na região do Piemonte da Geórgia, ao longo dos mesmos estágios serais sucessionais que Oosting levantou na região do Piemonte da Carolina do Norte. Como ilustrado na Figura 19.6, os pardais-gafanhoto (*Ammodramus savannarum*) e os pedros-ceroulos (*Sturnella magna*) dominam os estágios iniciais da sucessão, que contêm as plantas anuais. Com a colonização dos arbustos invadindo os campos abandonados dá origem à chegada de muitas espécies diferentes de aves, entre as quais os "pardais-do-campo" (*Spizella pusilla*) e as mariquitas-de-mascarilha (*Geothlypis trichas*). À medida que nos movemos da floresta de pinheiro para a de clímax de carvalho-nogueira, outras espécies aparecem, que compreendem a juruviara (*Vireo olivaceus*) e o tordo (*Hylocichla mustelina*). Embora algumas espécies de aves sejam específicas de determinado intervalo dos estágios sucessionais das plantas, muitas transitam em múltiplos estágios serais.

SUCESSÃO NOS AMBIENTES AQUÁTICOS

A sucessão também ocorre nos ambientes aquáticos. Nesta seção, examinaremos como a sucessão procede em três tipos de ambientes aquáticos: zonas entremarés, riachos e lagos.

Comunidades entremarés

Diferente da maioria das comunidades terrestres, a sucessão em comunidades entremarés pode ocorrer muito mais rápido após uma perturbação, em parte porque o tempo de geração da espécie dominante é muito mais curto. Em comunidades entremarés, ondas fortes que ocorrem durante tempestades normalmente removem organismos aderidos às pedras. Por exemplo, o ecólogo Wayne Sousa, em um experimento clássico, analisou a sucessão de diferentes espécies de algas em pedras em zonas entremarés no sul da Califórnia. Ele examinou algumas rochas que não foram movidas pelas tempestades e outras reviradas e com áreas de rocha nuas expostas que poderiam ser colonizadas por algas. Como mostrado na Figura 19.7, Sousa observou que a primeira espécie a chegar foi uma alga verde conhecida como alface-do-mar (*Ulva lactuca*). Ao longo do ano seguinte, a alface-do-mar tornou-se dominante no *habitat* rochoso e impediu amplamente uma espécie competidora de alga vermelha, *Gigartina canaliculata*, de colonizar-se. Contudo, à medida que a alface-do-mar se tornava mais dominante, ela atraía caranguejos que a comiam, o que abria áreas nas rochas para a alga vermelha menos palatável colonizar-se. Com o tempo, a alga vermelha dominou a comunidade.

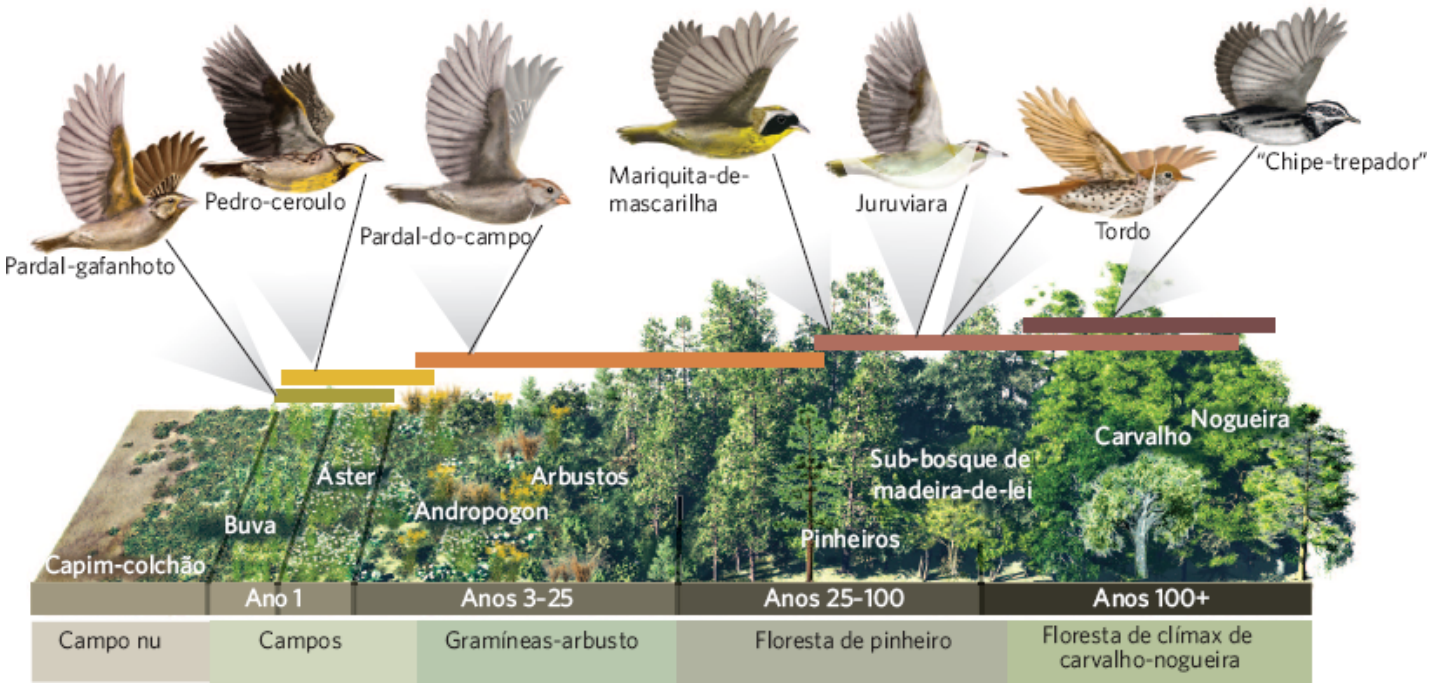


Figura 19.6 Sucessão animal. À medida que a comunidade das plantas sofre uma sucessão secundária, o *habitat* disponível para as aves muda. Em respostas às mudanças no *habitat*, as espécies de aves que vivem na comunidade mudam. (Dados de Johnston DW, Odum EP. Breeding bird populations in relation to plant sucession on the Piedmont of Georgia. *Ecology.* 1956; 37:50-62).

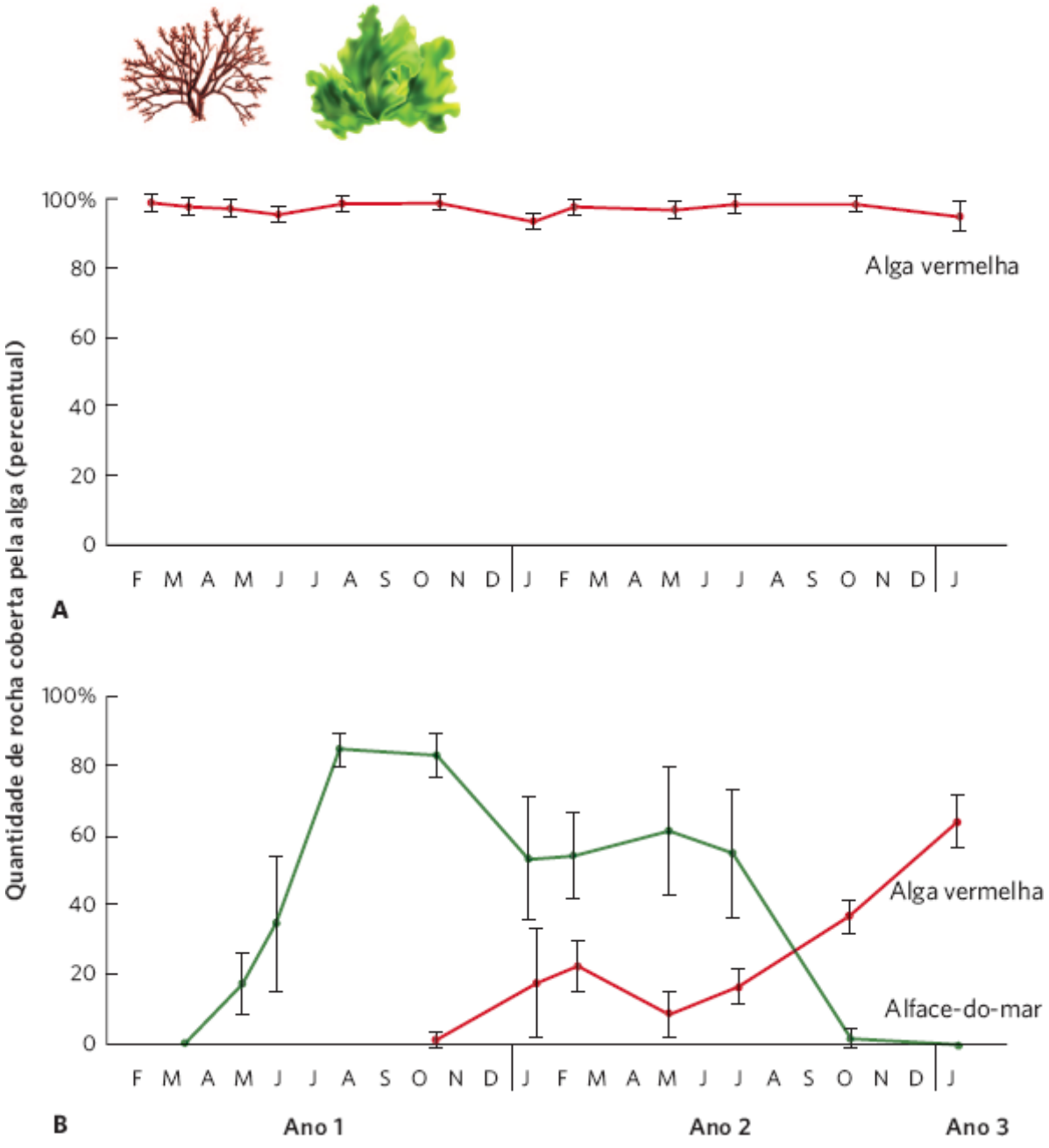


Figura 19.7 Sucessão entremarés. **A.** Em rochas não perturbadas na zona entremarés, as comunidades são dominadas por uma espécie de alga vermelha, mostrada no esboço à esquerda. **B.** Quando ondas fortes reviraram as rochas, as áreas nuas nas rochas expostas foram rapidamente colonizadas pela alface-do-mar, mostrada no desenho à direita. Ela, inicialmente, dominou a superfície de rocha nua, como medido pelo percentual de rocha coberta pela alga. Conforme o tempo passou, os caranguejos começam a consumi-la, o que criou espaço e possibilitou que a alga vermelha colonizasse a rocha e, em última instância, dominasse a superfície da pedra. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Sousa WP. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecologycal Monographs*. 1979; 49:227-54.)

Sucessão de águas correntes

Como os *habitats* de entremarés, as correntes também sofrem uma sucessão rápida, muito em razão de os organismos moverem-se corrente abaixo para lugares menos perturbados. As correntes podem sofrer grandes perturbações durante chuvas fortes que tanto aumentam o volume da água como a velocidade com que ela se move. Com uma velocidade maior da água corrente, areias e rochas podem ser arrastadas corrente abaixo e eliminar a maioria das plantas, animais e algas. Em um estudo, os pesquisadores procuraram os efeitos de um evento de inundação em Sycamore Creek, no Arizona. A inundação limpou o riacho e eliminou praticamente todas as algas e 98% dos invertebrados, deixando para trás apenas rochas e areia nuas. Os pesquisadores, então, monitoraram como a comunidade mudou nos 2 meses subsequentes; pode-se ver os dados deles na Figura 19.8. Em um intervalo de apenas poucos dias após a inundação, o riacho foi colonizado com diversas espécies de algas conhecidas como diatomáceas. Em um período de 5 dias, as diatomáceas cobriram quase 50% do leito do riacho e, após 13 dias, cobriram quase 100%. Depois de 3 semanas, as cianobactérias começaram a colonizar o riacho, seguidas por uma espécie de alga verde filamentosa (*Cladophora glomerata*), junto às diatomáceas associadas que vivem como epífitas nessa alga verde. À medida que os três tipos de algas se recuperaram, insetos adultos do ambiente terrestre circundante começaram a depositar ovos no riacho. Isso trouxe de volta um grupo diverso de espécies de larvas de insetos para o riacho, que permaneceram lá até se metamorfosearem em adultos terrestres.

Sucessão de lago

Durante décadas, os ecólogos explicaram a sucessão de lagos e laguinhos usando um paradigma de transformação lenta, como esboçado na Figura 19.9A. Se imaginarmos um laguinho ou lago raso criado por uma geleira retrocedendo há milhares de anos, ou uma represa de castor convertendo um riacho em um laguinho, começaremos com uma depressão cheia de água. Com o tempo, a erosão do solo e o crescimento de organismos mortos no lago formam sedimentos que gradualmente preenchem a depressão. Além disso, as plantas que vivem ao longo da margem lentamente estendem-se para dentro da água, compondo uma manta flutuante de vegetação. Embaixo dessa manta viva de vegetação, existe uma camada de vegetação que se acumula, parcialmente decomposta, conhecida como *turfa*. Por fim, toda a depressão tem uma manta flutuante de vegetação que continuamente contribui com detritos para a camada de turfa na depressão abaixo. A decomposição microbiana da vegetação morta é lenta, porque a água por baixo da massa flutuante tem pouco oxigênio. Em consequência, os detritos acumulam-se no fundo da depressão, e, por centenas ou milhares de anos, o laguinho ou lago torna-se um pântano. Nos pântanos da América do Norte, o musgo *sphagnum*, as ciperáceas e arbustos – como a folha-de-couro e o oxicoco – estabelecem-se ao longo das bordas e juntam-se no desenvolvimento de um solo com qualidades progressivamente mais terrestres. Nas bordas do pântano, arbustos podem ser seguidos pelo abeto-preto (*Picea mariana*) e árvores-de-lariço (*Larix laricina*), que por fim dão lugar às árvores de bétula, bordo e abeto, dependendo da localidade. Os ecólogos acreditavam que essa sucessão refletisse a maneira pela qual muitos *habitats* aquáticos são transformados bem gradualmente – os detritos orgânicos acumulam-se até que o solo se eleva acima do lençol freático e um *habitat* terrestre emerge. Nem todos os lagos sofrem uma sucessão na direção de *habitat*s terrestres, mas é comum nos lagos e laguinhos rasos acontecer isso em períodos longos de tempo.

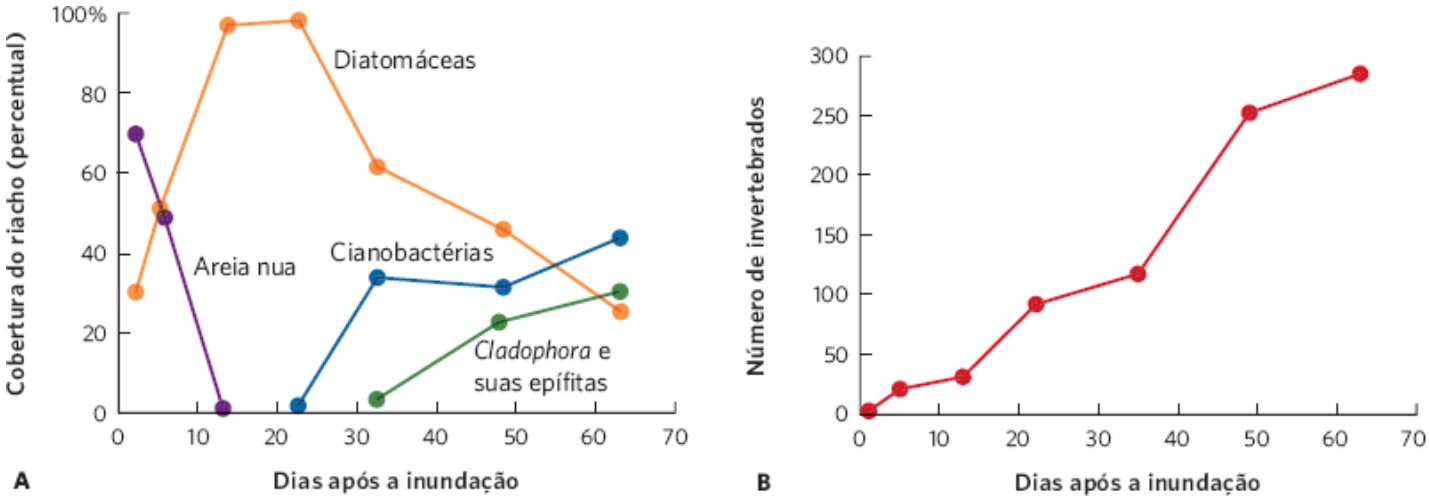


Figura 19.8 Sucessão de águas correntes. Após grande evento de inundação, o riacho de Sycamore, no Arizona, sofreu uma eliminação praticamente completa de algas, deixando para trás somente rochas e areia nua. **A.** Em apenas poucos dias, diversas espécies de diatomáceas começaram a dominar a areia nua e as rochas no riacho. Mais adiante, no verão, outros grupos de algas colonizaram o riacho e tornaram-se mais abundantes, incluindo as cianobactérias e uma espécie de alga filamentosa verde (*Cladophora*) e suas epífitas. **B.** À medida que diferentes tipos de algas se recuperaram, insetos voadores adultos do ambiente terrestre circundante começaram a depositar seus ovos no riacho. Em consequência, o riacho sofreu um rápido aumento no número de invertebrados. (Dados de Fisher SG *et al.* Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. *Ecological Monographs*. 1979; 52:93-110.)

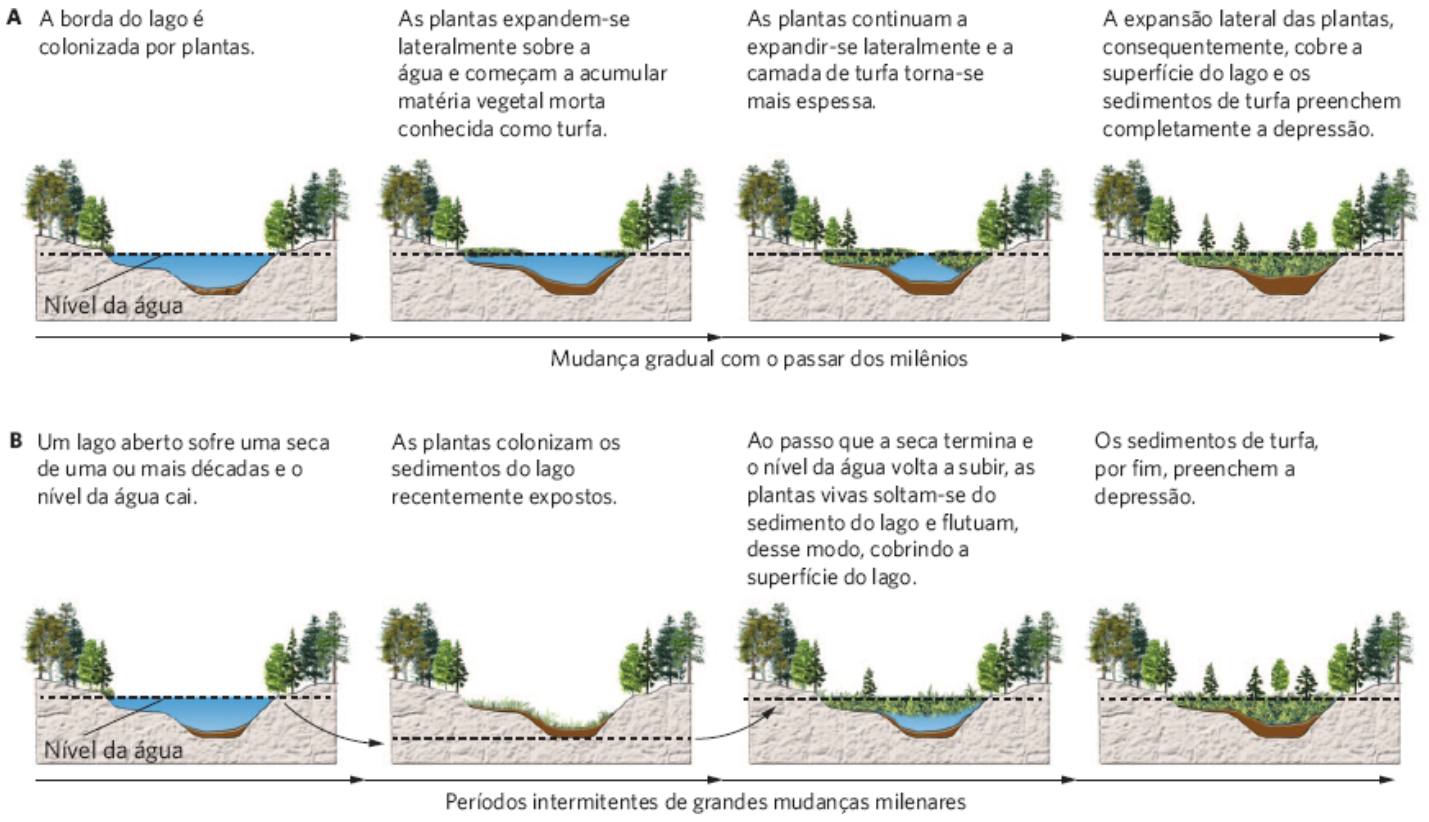


Figura 19.9 Sucessão em pequenos e grandes lagos rasos. **A.** A explicação clássica para a sucessão nesses *habitats* descreve uma acumulação gradual e estável de matéria orgânica, que, por fim, preenche a depressão e converte-a em um *habitat* terrestre. **B.** Estudos mais recentes demonstraram que o processo pode ocorrer em grandes eventos, quando as secas possibilitam que a vegetação se estenda ao longo da parte seca da depressão. Quando a água se torna abundante novamente, a vegetação estendida flutua sobre a superfície da água e aumenta a sua espessura. Eventos de múltiplas secas possibilitam à vegetação expandir-se; finalmente, ela cobre a superfície da água e preenche a depressão. (Baseada em Ireland AW. Drought as a trigger for rapid state shifts in kettle ecosystems: implications for ecosystem responses to climate change. *Wetlands*. 2012; 22:989-1000.)

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Quantificação da similaridade da comunidade

Quando os ecólogos examinam as espécies que vivem em diferentes comunidades, eles geralmente quantificam sua composição e riqueza. Embora esses dados digam-nos algo sobre as espécies que vivem em cada comunidade, eles não fornecem uma medida de comparação. Para atender essa necessidade, os ecólogos desenvolveram

diversos índices de similaridade de comunidade, que podem variar de 0 até 1; o valor zero indica que duas comunidades não têm nenhuma espécie em comum, enquanto o valor um indica que as duas comunidades apresentam uma composição idêntica de espécies.

Uma das maneiras mais comuns de quantificar similaridade é o índice de similaridade de Jaccard, desenvolvido pelo botânico suíço Paul Jaccard em 1901. O índice de Jaccard é calculado utilizando a seguinte equação:

$$J = \frac{X}{A + B + X}$$

Na qual *A* representa o número de espécies que estão *somente* na Comunidade A, *B* corresponde ao número de espécies encontradas *somente* na Comunidade B e *X*, ao número de espécies em *ambas* as comunidades. Por exemplo, considere a tabela adiante, que lista as espécies de peixes verificadas em cada uma das três comunidades de riacho que estão em diferentes estágios de sucessão.

Podemos, agora, usar o índice de Jaccard para calcular a similaridade entre a Comunidade A e a Comunidade B.

$$J = \frac{X}{A + B + X}$$

$$J = \frac{3}{1 + 4 + 3}$$

$$J = 0{,}33$$

Esse valor indica que há uma similaridade relativamente baixa na composição de espécies das comunidades A e B.

EXERCÍCIO use o índice de Jaccard para calcular a similaridade entre as comunidades A e C, e entre as comunidades B e C. Baseado nesses cálculos, quais comunidades são as mais similares uma à outra?

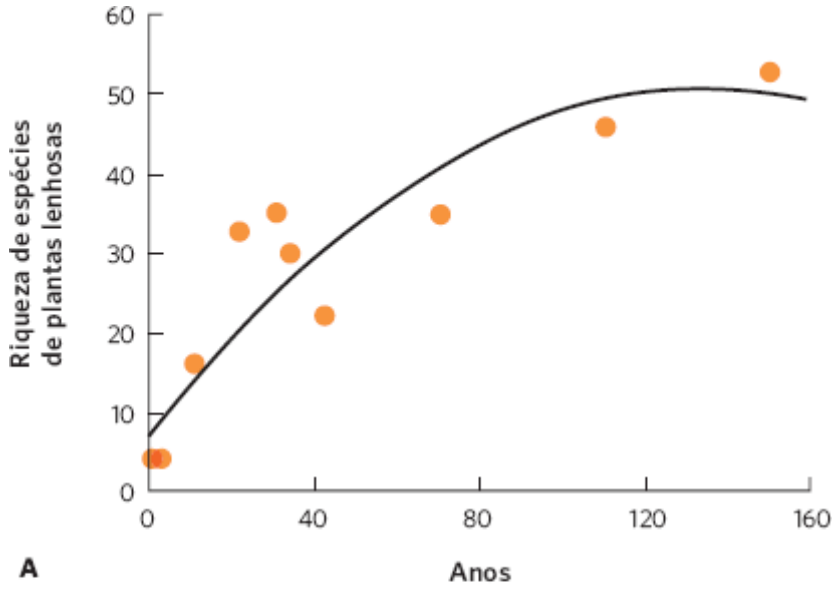
ESPÉCIES DE PEIXES	RIACHO COMUNIDADE A	RIACHO COMUNIDADE B	RIACHO COMUNIDADE C
Truta-arco-íris	X	X	
Brook trout		X	X
Truta-marrom	X	X	
Mudminnow			X
Polidor comum	X	X	
Caboz-riacho	X		
White sucker		X	X
Johnny darter		X	X
Achigã-de-boca			X
Sculpin malhado		X	X

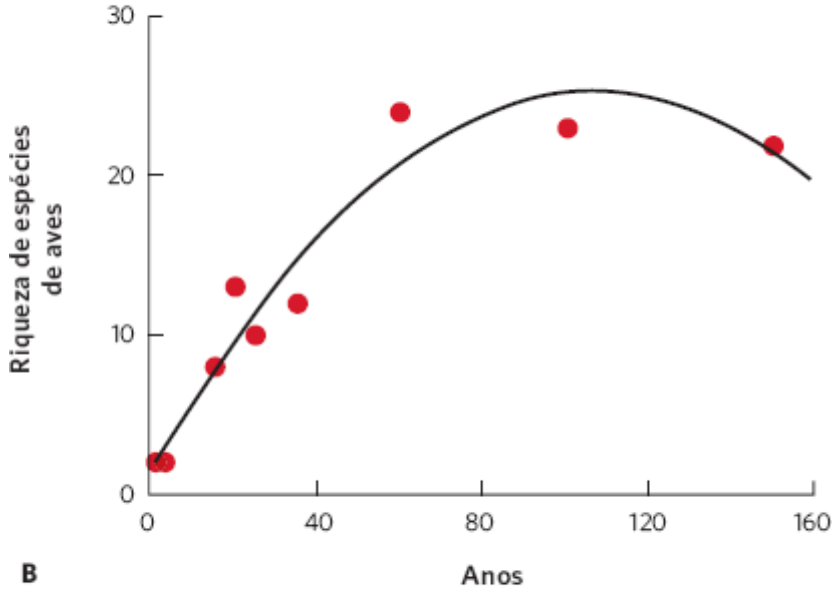
Em 2012, pesquisadores propuseram um novo modelo de sucessão de lago e laguinho. Esse modelo é baseado em estudos que tiraram amostras do núcleo de um pântano. Usando datação por carbono, os pesquisadores foram capazes de identificar quando as diferentes espécies apareceram. Contrariamente ao clássico modelo de sucessão lenta e contínua, eles descobriram que os lagos e laguinhos podem sofrer longos períodos de centenas de anos nos quais pouca sucessão ocorre,

seguidos por breves episódios de rápida mudança. Durante os períodos de seca prolongada que duram por uma década ou mais, os níveis da água caem e a vegetação cresce para dentro da margem recentemente exposta. Como é possível ver na Figura 19.9B, quando a seca termina e o nível da água sobe novamente, o manto de vegetação solta-se do fundo do lago e flutua até a superfície da água. Com o crescimento continuado da vegetação, essa manta de flutuação torna-se mais espessa e deposita matéria orgânica morta na água abaixo dela. Por exemplo, após estudar um pântano de 16 ha na Pensilvânia, os pesquisadores estimaram que 50% do lago original ficou coberto pela vegetação de pântano em apenas umas poucas décadas durante uma seca grave no fim do século 16. Em resumo, a sucessão de lago nem sempre tem de ser lenta e gradual; ela pode acontecer em saltos bruscos durante raros períodos de seca prolongada.

A MUDANÇA NA DIVERSIDADE DE ESPÉCIES

Ao longo dos *habitats* terrestres e aquáticos, o processo de sucessão apresenta efeitos consistentes sobre a riqueza de espécies. Quando a sucessão se segue a uma grande perturbação que elimina a maioria ou todas as espécies de uma comunidade, a riqueza de espécies necessariamente começa do zero ou próximo disso e, então, deve aumentar ao longo do tempo com a sucessão. Na maioria dos casos de sucessão, vemos a riqueza de espécies elevar-se rapidamente no início, seguida de uma estabilização e um pequeno declínio, como mostrado na Figura 19.10. O levantamento de Oosting da Floresta Duke, por exemplo, descobriu um rápido aumento na riqueza de espécies de plantas lenhosas durante os primeiros 25 anos e, posteriormente, o declínio gradual na taxa de aumento por quase 125 anos. Padrões semelhantes de riqueza em função do tempo podem ser vistos em diversas espécies de aves observadas por Johnston e Odum em uma comunidade de floresta e no número de algas e invertebrados verificados por Sousa em uma comunidade de entremarés.





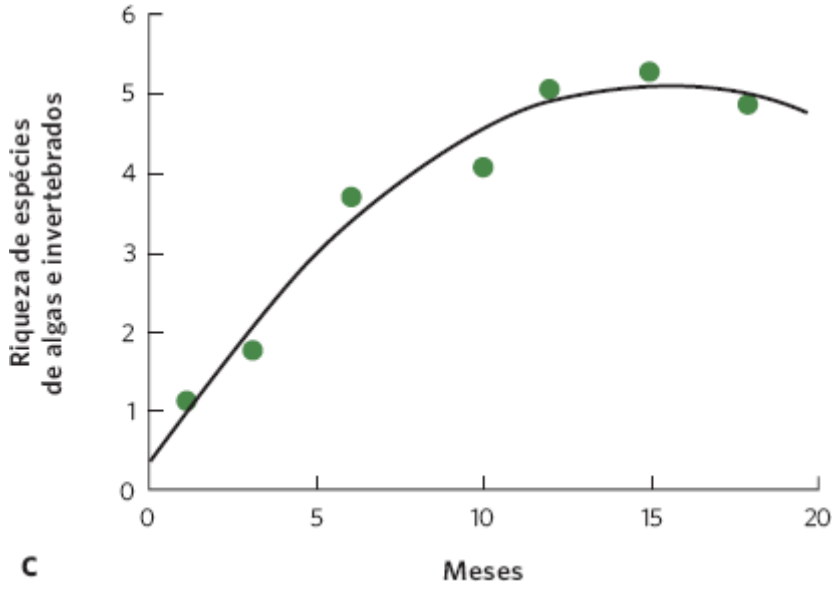


Figura 19.10 Os efeitos da sucessão sobre a riqueza de espécies. Por uma variedade de comunidades, a sucessão está associada a um rápido aumento na riqueza de espécies que reduz sua velocidade ao longo do tempo e, por fim, alcança um platô de estabilização. Os exemplos mostrados aqui incluem **A.** plantas lenhosas em campos antigos na Carolina do Norte, **B.** aves em campos antigos na Geórgia e C. algas e invertebrados de rochas de entremarés do sul da Califórnia. (Dados de (A) Oosting HJ. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. *American Midland Naturalist*. 1942; 28:1-126; (B) Johnston DW, Odum EP. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*. 1956; 37:50-62; (C) Sousa WP. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*. 1979; 60:1225-39.)

Tabela 19.1 Características gerais da sucessão inicial e tardia das plantas.

ATRIBUTO	SUCESSÃO INICIAL	SUCESSÃO TARDIA
Número de sementes	Muitas	Poucas
Tamanho da semente	Pequeno	Grande
Modo de dispersão	Vento ou por animais	Gravidade ou comida por animais
Viabilidade da semente	Longa	Curta
Razão raiz broto	Baixa	Alta
Taxa de crescimento	Rápida	Lenta
Tamanho na maturidade	Pequeno	Grande
Tolerância à sombra	Baixa	Alta

A sucessão pode ocorrer por meio de mecanismos diferentes

Agora que temos uma ideia de como a sucessão é parecida em diversas comunidades, podemos explorar como ela realmente acontece. Nesta seção, consideramos os atributos das espécies de sucessão inicial e tardia, comparados com os diferentes mecanismos da sucessão e, então, examinamos os estudos de sucessão para determinar quais mecanismos são comuns nas comunidades ecológicas.

ATRIBUTOS DAS ESPÉCIES DE SUCESSÃO INICIAL VERSUS SUCESSÃO TARDIA

As espécies da sucessão inicial e tardia apresentam diferentes atributos importantes para seu desempenho. Por exemplo, espécies pioneiras de plantas terrestres são geralmente melhores em dispersar sementes para locais recentemente criados ou perturbados. Elas produzem muitas sementes pequenas, facilmente dispersadas pelo vento ou que aderem a animais que passam. Essas sementes podem também persistir no solo por anos e, então, germinar quando uma perturbação acontece. Quando elas efetivamente germinam, as plantas de sucessão inicial investem mais em seus brotos do que em suas raízes e, assim, crescem e reproduzem-se rapidamente. Elas também são tipicamente bastante tolerantes a condições abióticas graves que podem existir em lugares recentemente perturbados, incluindo luz solar direta e temperaturas com grande flutuação, além de grande variação de disponibilidade de água. Contudo, elas não toleram as condições de sombreamento das comunidades das plantas da sucessão tardia.

Por outro lado, as espécies de clímax produzem um pequeno número de grandes sementes com baixo poder de dispersão; algumas simplesmente caem no solo, enquanto outras são consumidas pelos animais. As sementes têm uma viabilidade relativamente baixa e, uma vez que germinem, crescem lentamente, porém sua tolerância à sombra enquanto plântulas e seu grande tamanho quando maduras dão-lhes uma vantagem competitiva sobre as espécies da sucessão inicial.

À medida que a sucessão progride, vemos uma mudança no equilíbrio entre as adaptações que promovem a dispersão, o rápido crescimento e a reprodução antecipada, além de adaptações que intensificam a capacidade competitiva. A Tabela 19.1 resume os atributos das plantas de sucessão inicial e tardia.

Os atributos das plantas de sucessão inicial e tardia são diferentes porque elas enfrentam escolhas inerentes, semelhantes às compensações de história de vida que discutimos no Capítulo 8. Para testar as compensações entre as espécies de sucessão inicial e tardia, os pesquisadores examinaram a massa de uma única semente, de cada uma de nove espécies de árvores. Eles cultivaram as sementes sob condições de baixa luminosidade para simular a grande quantidade de sombra em florestas maduras. Após 12 semanas, examinaram a mortalidade das plântulas germinadas, que é possível ver na Figura 19.11. As espécies de sementes grandes, comuns em florestas antigas, apresentam baixas taxas de mortalidade sob pouca luz, pois sementes grandes proporcionam às suas plântulas muitos nutrientes para sobreviverem no ambiente de pouca luz do solo da floresta. Por outro lado, as espécies de sementes pequenas, as quais são espécies comuns de pioneiras que se dispersam bem e em grandes números, apresentam altas taxas de mortalidade sob pouca luz. Em consequência, as espécies pioneiras não conseguem estabelecer-se em florestas maduras.

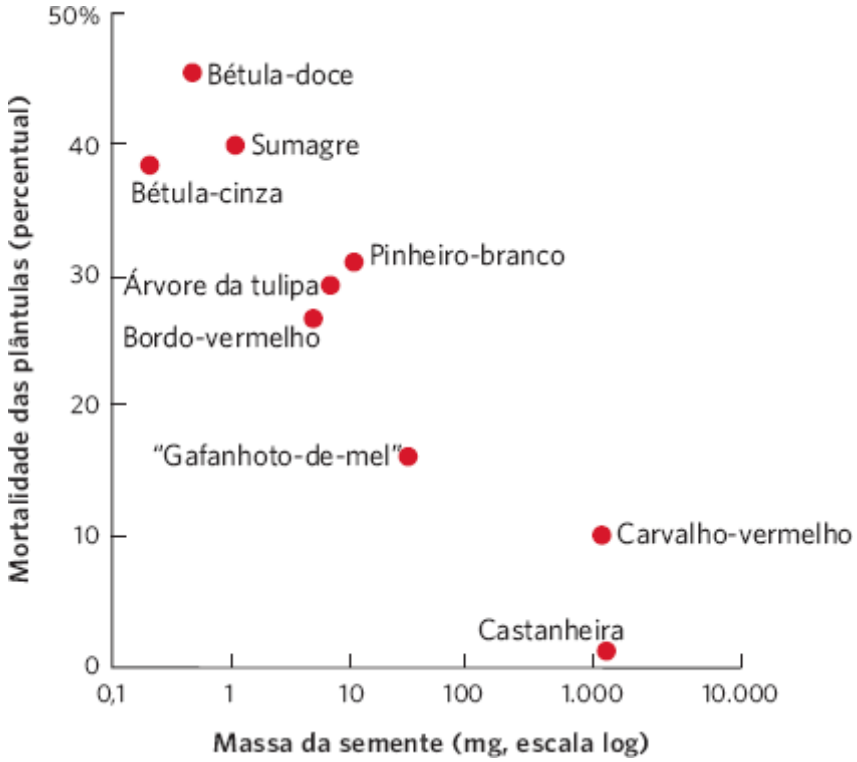


Figura 19.11 Compensações entre massa de sementes e mortalidade de plântulas sob condições de alto sombreamento. As espécies com grandes sementes, comuns nas florestas de sucessão tardia, produzem plântulas que sobrevivem bem com muita sombra. Já as espécies com poucas sementes, que são habituais nas florestas de sucessão inicial, fornecem plântulas com uma taxa de sobrevivência baixa na sombra profunda. (Dados de Grime JP, Jeffrey DW. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*. 1965; 53:621-42.)

FACILITAÇÃO, INIBIÇÃO E TOLERÂNCIA

A capacidade de dispersar e persistir sob as condições abióticas e bióticas existentes determina quais espécies aparecerão em diferentes estágios serais durante uma sucessão. Os organismos que se dispersam bem e crescem rapidamente têm uma vantagem inicial e, portanto, dominam os estágios iniciais da sucessão. Os que se dispersam ou crescem lentamente, após colonizarem uma área, geralmente se estabelecem na sucessão mais tarde. As espécies iniciais da sucessão podem também modificar o ambiente em modos que afetam se espécies da sucessão tardia poderão estabelecer-se ou não. Devemos, portanto, considerar se uma espécie tem um efeito positivo, negativo ou neutro sobre a probabilidade de uma segunda espécie consolidar-se. Os mecanismos podem ser classificados como *facilitação*, *inibição* e *tolerância*.

A **facilitação** é um mecanismo de sucessão no qual a existência de uma espécie aumenta a probabilidade de que uma segunda possa estabelecer-se. As espécies da sucessão inicial fazem isso alterando as condições ambientais do local, tornando-o mais adequado para outras espécies fixarem-se, e menos adequado para elas próprias. Por exemplo, os arbustos do amieiro, que são leguminosas, vivem em uma relação mutualista com bactérias fixadoras de nitrogênio em suas raízes, como discutimos no Capítulo 17. Essa relação produz nitrogênio adicional ao solo, que facilita o estabelecimento das plantas limitadas pelo nitrogênio, como as árvores do abeto. Com o tempo, os abetos crescem e lançam uma forte sombra, a qual não é um ambiente favorável para o amieiro.

A **inibição** é um mecanismo de sucessão no qual uma espécie diminui a probabilidade de que uma segunda se estabeleça. As causas comuns da inibição incluem a competição, a predação e o parasitismo. Isto é, indivíduos de uma espécie podem inibir os de outras ao vencê-los na competição por recursos, comê-los ou atacá-los com químicos nocivos ou comportamentos antagonistas. No início da sucessão, a inibição pode impedir que uma comunidade clímax continue a avançar, enquanto na sucessão tardia a inibição pode evitar que espécies pioneiras colonizem e sobrevivam. Por exemplo, em uma floresta madura no nordeste dos EUA, as árvores do bordo e da faia adultas lançam uma forte sombra, a qual impede que espécies pioneiras sobrevivam.

Quando a inibição ocorre em um estágio seral, o resultado da interação entre duas espécies depende de quais delas estabeleceram-se primeiro. A chegada de uma espécie em um local que afeta a colonização subsequente de outras espécies é conhecida como um **efeito de prioridade**. Podemos ver um exemplo do efeito de prioridade nos *habitats* entremarés do sul da Austrália com os briozoários, um grupo de animais minúsculos invertebrados que vivem em colônias aderidos às rochas e alimentam-se por filtragem da água. Se os briozoários estabelecerem-se primeiro, podem impedir o estabelecimento dos tunicados e das esponjas – dois outros grupos de animais filtradores que aderem às rochas. Às vezes, o efeito prioridade ocorre porque a primeira espécie a chegar já alcançou um estágio adulto competitivamente superior, enquanto a segunda que

chega está em um estágio imaturo competitivamente inferior. Por exemplo, se uma árvore de faia estabelecer-se em uma floresta e chegar a um estágio adulto, ela lançará uma sombra intensa no solo abaixo, a qual impedirá que as plântulas da maioria das outras espécies possam executar a fotossíntese o bastante para sobreviver. Em resumo, o mecanismo de inibição pode tornar o caminho da sucessão dependente de quais espécies chegam em primeiro lugar.

A **tolerância** é um mecanismo de sucessão em que a probabilidade de uma espécie possa estabelecer-se depende da sua capacidade de dispersão e de persistir sob as condições físicas do ambiente. Por exemplo, as espécies que podem tolerar as condições ambientais estressantes da sucessão inicial – como baixa umidade ou flutuações de temperaturas mais extremas – são capazes de estabelecer-se rapidamente e dominar os estágios iniciais da sucessão. Analogamente, as plantas que toleram ambientes de forte sombra podem consolidar-se em florestas bem sombreadas. Essas espécies não alteram o ambiente em modos que facilitem ou inibam outras espécies, mas, uma vez que as espécies tolerantes a estresses se estabeleceram, elas podem ser afetadas pelas interações com as outras. Por exemplo, competidores superiores que chegam mais tarde substituirão, em algum momento, as espécies tolerantes ao estresse.

TESTES PARA OS MECANISMOS DE SUCESSÃO

Por muitos anos, os ecólogos debateram quais desses três mecanismos de sucessão eram os determinantes mais importantes do padrão de substituição de espécies ao longo do tempo. Conhecer os mecanismos de dominância possibilitaria aos cientistas prever como as mudanças acontecem nas comunidades por um longo período, especialmente considerando que a sucessão frequentemente não é uma progressão linear simples em direção à comunidade clímax. Para responder a essa questão, um grande esforço de pesquisa precisava ser feito com diversos biomas. Aqui, discutimos dois desses estudos: um conduzido em uma comunidade entremarés e outro, em uma comunidade de floresta.

Facilitação Mecanismo de sucessão no qual a existência de uma espécie aumenta a probabilidade de que uma segunda possa estabelecer-se.

Inibição Mecanismo de sucessão no qual uma espécie diminui a probabilidade de que uma segunda se estabeleça.

Efeito de prioridade Quando a chegada de uma espécie em um local afeta a colonização subsequente de outras espécies.

Tolerância Mecanismo de sucessão em que a probabilidade de uma espécie possa estabelecer-se depende da sua capacidade de dispersão e de persistir sob as condições físicas do ambiente.

Sucessão nas comunidades entremarés

A pesquisa de Sousa no sul da Califórnia mostrou que as algas verdes impedem a colonização das algas vermelhas (ver Figura 19.7). Isso sugere que a sucessão nas comunidades entremarés é determinada pela inibição. Contudo, as comunidades entremarés ao largo da costa de Oregon consistem não apenas de grandes espécies de algas – as macroalgas – mas também de diversas espécies comuns de invertebrados, como a pequena craca-marrom (*Chthamalus dali*), a craca-bolota comum (*Balanus glandula*), e espécies de lapas, que são gastrópodes consumidoras de algas. A observação dessas comunidades indicou que elas eram dominadas pela craca-bolota comum e por uma macroalga marrom, *Pelvetiopsis limitata*.

Para determinar como essas comunidades vieram a ser dominadas pelas duas espécies, os pesquisadores limparam áreas de rocha e observaram a sucessão das espécies ao longo dos 2,5 anos seguintes. Como ilustrado na Figura 19.12A, as rochas nuas foram colonizadas primeiro pela pequena craca-marrom. Contudo, à medida que o tempo passava, a craca-bolota maior estabelecia-se nos locais. Conforme se estabelecia, ela lentamente esmagava a craca-marrom menor. Com o tempo, a craca-marrom pequena tornou-se rara. Assim, a colonização da craca-bolota ajustou-se ao modelo de tolerância, mas o declínio da craca-marrom adaptou-se ao modelo de inibição. Ao passo que a craca-bolota se tornou abundante, numerosas espécies de macroalgas colonizaram o sítio e também se tornaram abundantes. De fato, após aproximadamente 3 anos, as comunidades nas áreas abertas assemelhavam-se proximamente às dos locais de controle que não haviam sido limpos.

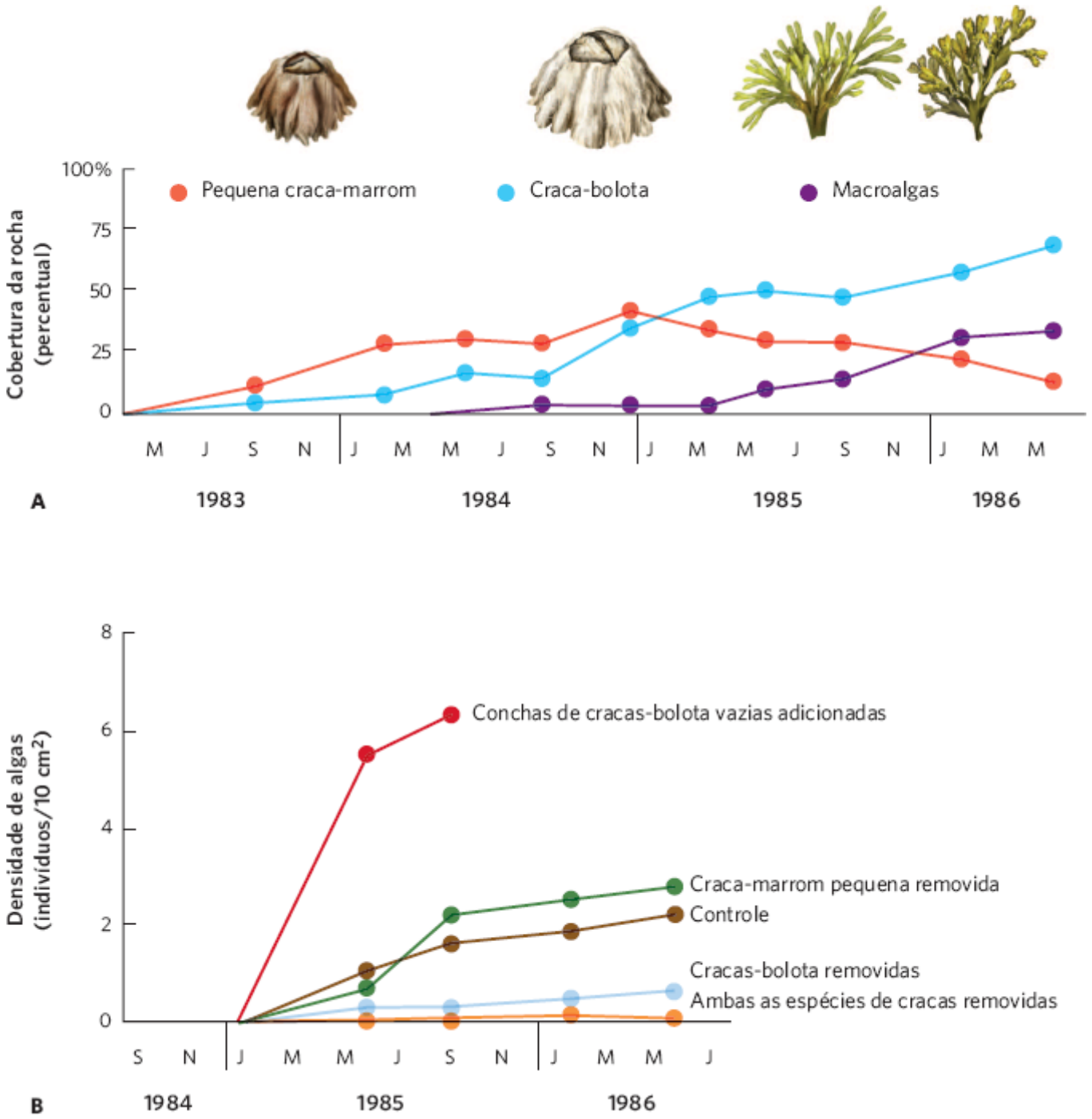


Figura 19.12 Testes de mecanismos de sucessão em uma comunidade de entremarés. **A.** Quando as rochas foram limpas de todos os organismos, a primeira espécie a dominar foi a pequena craca-marrom. Com o tempo, a craca-bolota tornou-se mais abundante, seguida por um aumento em diversas espécies de macroalgas. **B.** Para determinar que mecanismos eram responsáveis por essas mudanças sucessionais, cada espécie de craca foi manipulada. A craca-bolota foi crítica para facilitar as macroalgas, enquanto a pequena craca-marrom não foi. (Dados de Farrell TM. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*. 1991; 61:95-113.)

Que mecanismos da sucessão causaram o aumento das cracas-bolotas e das macroalgas? Para responder a essa questão, os pesquisadores conduziram outro experimento, no qual removeram diferentes espécies da comunidade. Eles criaram a hipótese de que, embora a pequena craca-marrom fosse a primeira a chegar, a craca-bolota chegaria depois e seria um competidor superior pelo espaço. Eles também presumiram que as cracas-bolota facilitassem a colonização e sobrevivência das macroalgas. Os pesquisadores começaram o experimento novamente limpando diversas áreas de todos os organismos. Cada local, então, recebeu uma das cinco manipulações: (1) sem remoção de qualquer organismo, (2) remoção das cracas-marrons pequenas, (3) remoção das cracas-bolotas, (4) remoção de ambas as espécies de cracas, ou (5) fixação de conchas de craca-bolota vazias. A última manipulação foi usada para testar se a mera presença física da craca-bolota facilitava a colonização e o crescimento de macroalgas ao proporcionar a elas trincheiras protegidas às quais poderiam aderir. A densidade das macroalgas foi, então, monitorada por 2 anos.

Os resultados desse experimento estão mostrados na Figura 19.12B. Começando próximo à parte inferior da figura, é possível notar que a remoção da craca-bolota, ou ambas as espécies de cracas, resultou em uma abundância de macroalgas

inferior à do controle. Em outras palavras, a craca-bolota facilita a macroalga. Por outro lado, a remoção da pequena craca-marrom teve pouco efeito na densidade das macroalgas. Isso confirmou que a craca-marrom nem facilita nem inibe as macroalgas. Contudo, a adição pelos pesquisadores de conchas de cracas-bolota vazias a uma comunidade intacta, que já incluía cracas-bolota vivas, causou um aumento grande nas macroalgas. Experimentos adicionais revelaram que as cracas-bolotas facilitam as macroalgas ao proporcionar abrigo no qual as jovens macroalgas podem aderir às rochas sem serem consumidas pelas lapas herbívoras.

Em conjunto, esses experimentos na zona entremarés indicam que as pequenas cracas-marrons persistem porque são boas dispersoras, pois podem rapidamente colonizar as rochas entremarés perturbadas e tolerar as condições existentes na rocha nua. Isso é um exemplo de tolerância. Entretanto, uma vez que as cracas-bolota chegam, elas vencem a competição com a craca-marrom, tal que a inibição também ocorre em um estágio seguinte da sucessão. Finalmente, a sucessão das macroalgas depende da craca-bolota, o que é um exemplo de facilitação.

A sucessão nas comunidades de florestas

Como as comunidades entremarés, as comunidades de floresta também podem apresentar uma mistura de mecanismos sucessionais. Na baía da Geleira, por exemplo, foi inicialmente feita a hipótese de que cada estágio seral facilitava as espécies nos estágios subsequentes. Isso fazia sentido porque os estágios serais posteriores tinham solos contendo mais matéria orgânica, mais nitrogênio e mais umidade. Se a facilitação foi o mecanismo mais importante da sucessão, esperaríamos que uma dada espécie crescesse e sobrevivesse em um estágio seral no qual dominasse, mas tivesse dificuldade em crescer e sobreviver nos estágios subsequentes.

Para testar essa hipótese, um grupo de pesquisadores plantou sementes de abeto e plântulas em quatro estágios serais da baía da Geleira: um estágio de sucessão inicial de pioneiras contendo liquens, musgos e herbáceas; um estágio de arbustos baixos dominado pelas dríades (*Dryas drummondii*); outro estágio de amieiro dominado por arbustos de amieiros grossos e altos (*Alnus sinuate*) e um estágio de abetos repleto de árvores de abeto (ver os resultados na Figura 19.13A). Quando as sementes de abetos foram plantadas em parcelas limpas em cada estágio seral, a germinação dessas sementes foi alta no estágio pioneiro, baixa nos estágios de arbustos baixos de amieiros e alta nos estágios de abeto. Quando as plântulas de abeto foram plantadas em parcelas em cada estágio seral, o crescimento das plântulas foi alto nos estágios pioneiros e de arbustos baixos, nenhuma sobreviveu no estágio do amieiro, e o crescimento foi baixo no estágio do abeto, como mostrado na Figura 19.13B. Em resumo, as sementes e plântulas de abeto foram capazes de germinar e crescer bastante bem nos estágios serais iniciais na baía da Geleira, embora o abeto fosse uma planta rara nesses estágios iniciais. Além disso, mesmo que as sementes de abeto e plântulas crescessem bem nos estágios de arbustos baixos e amieiro, o crescimento das plântulas foi inibido no estágio de abeto.

Estas observações refutaram a hipótese de que cada estágio seral favorece o próximo estágio, mas levou os pesquisadores a questionar por que as árvores de abetos não eram comuns nos estágios iniciais. Eles decidiram medir quantas sementes de abeto foram dispersadas pelo vento para cada local. Descobriram que muito poucas dessas sementes chegaram a colonizar os estágios iniciais de arbustos baixos. Havia muito mais sementes de abeto dispersadas no estágio do amieiro e ainda mais dispersadas no estágio do abeto, como mostrado na Figura 19.13C. Os pesquisadores concluíram que a dominância do abeto nos estágios serais posteriores tinha pouco a ver com a facilitação ou inibição, mas era devido a diferenças de como muitas sementes de abeto em dispersão chegavam a cada lugar.

A sucessão nem sempre produz uma única comunidade clímax

Os ecólogos tradicionalmente veem a sucessão acontecendo por uma série de estágios que terminam em uma comunidade clímax, a qual permanece constante no espaço e no tempo, a menos que outra grande perturbação aconteça. Como vimos no caso da sucessão de dunas de areia em torno do lago Michigan, um local pode seguir diferentes trajetórias de sucessão e terminar em uma mesma comunidade clímax. Contudo, é possível ainda que a composição de espécies de uma comunidade clímax apresente variação no espaço e no tempo para um dado bioma. A comunidade clímax pode também ser uma condição efêmera, pois as perturbações podem eliminá-la dali. Nesta seção, examinaremos como as comunidades clímax podem mudar com o tempo e de que maneira a sua composição varia ao longo de gradientes ambientais. Também investigaremos como comunidades clímax alternativas podem ser favorecidas em solos diferentes e por perturbações de diferentes tamanhos e intensidades.

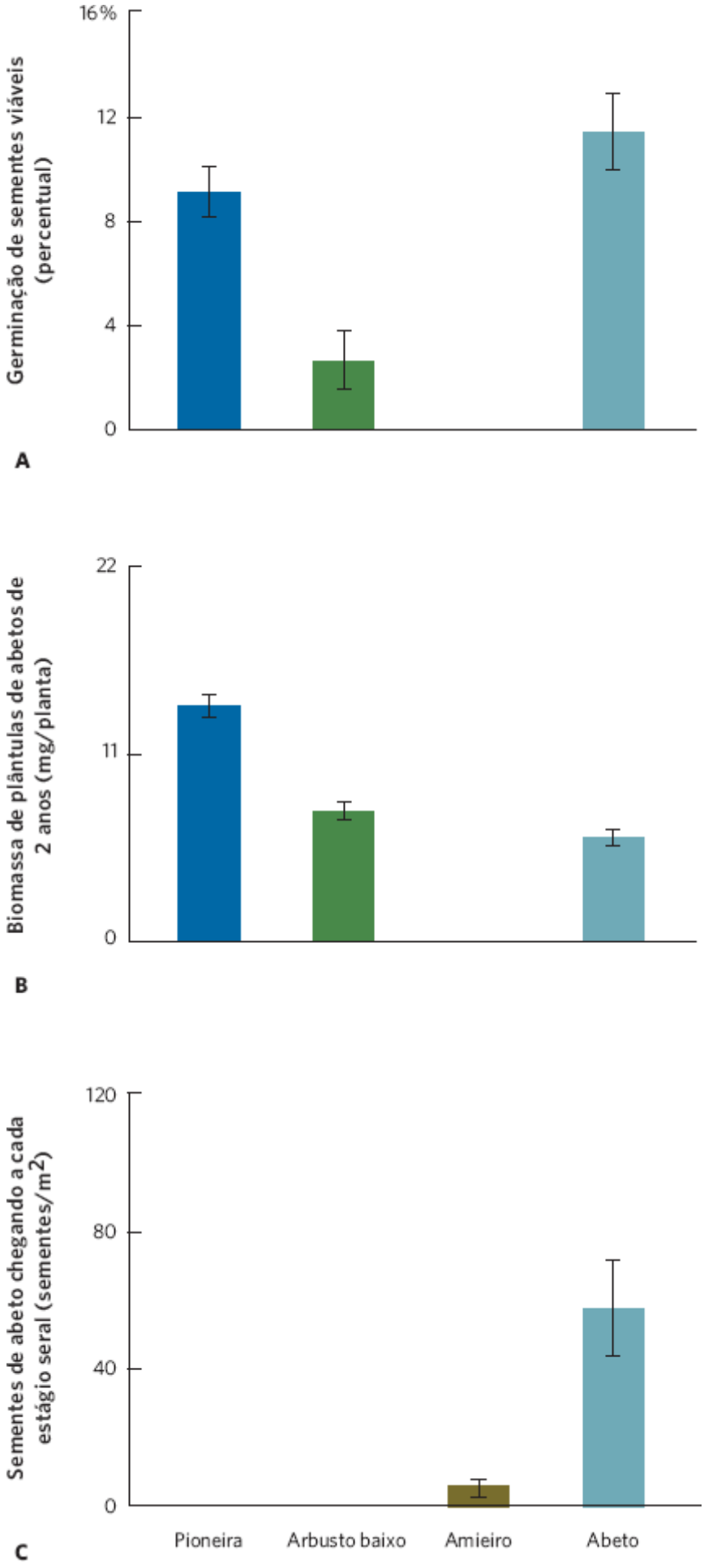


Figura 19.13 Testagem do mecanismo da sucessão de abetos. Por meio de quatro estágios serais sucessionais na baía da Geleira, Alasca, os pesquisadores examinaram **A.** o sucesso de germinação de sementes de abetos plantadas e **B.** a biomassa das plântulas de abeto de 2 anos de idade. Eles também mediram **C.** o número de sementes de abeto chegando naturalmente a cada estágio seral. Esses dados demonstram que, embora as árvores de abetos possam germinar e crescer bem nos estágios serais iniciais, elas estão ausentes desses estágios porque muito poucas sementes dispersam-se até os sítios. As barras de erro

são erros padrão. (Dados de Chapin III FS *et al*. Mechanisms of primary success ion following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*. 1994; 64:149-75.)

MUDANÇAS NAS COMUNIDADES CLÍMAX AO LONGO DO TEMPO

Quando a sucessão ocorre em uma comunidade, geralmente observamos as condições ambientais em mutação e uma progressão de formas de vida pequenas para formas grandes. Por exemplo, a sucessão primária em terra começa com os liquens e os musgos e progride para gramíneas e herbáceas. Quando umidade suficiente se torna disponível, como é o caso no leste da América do Norte, a sucessão pode continuar até um estágio que inclui árvores grandes. À medida que a sucessão acontece, as condições abióticas são rapidamente alteradas; as áreas com árvores têm menos luz no nível do solo, menores temperaturas durante os dias quentes de verão e umidade maior. Contudo, uma vez que um ponto é alcançado onde a comunidade contém as maiores plantas que pode sustentar, as mudanças nas condições ambientais ocorrem mais lentamente. Em consequência, as transformações na comunidade tornam-se menos dramáticas, uma vez que a comunidade clímax é estabelecida.

Quando as condições ambientais se tornam relativamente estáveis, a composição das espécies de plantas que dominam a comunidade também se torna relativamente estável. Contudo, as espécies encontradas em uma comunidade clímax podem continuar a mudar. Por exemplo, as florestas decíduas do norte têm uma comunidade clímax dominada por grandes árvores, mas a composição das espécies dessas árvores pode lentamente mudar com o tempo. Inicialmente, essas árvores grandes são, na sua maioria, carvalhos, nogueiras e tulipeiros (*Liriodendron tulipifera*). Contudo, com o tempo, a espécie dominante pode mudar para bordo-de-açúcar e faia. Em uma floresta de crescimento antigo na Pensilvânia, os pesquisadores levantaram as árvores adultas que viviam na copa e as árvores amostradas que viviam no sub-bosque. Após o levantamento das árvores, eles calcularam o *valor de importância* de cada árvore, que incorpora tanto a abundância quanto a área total dos troncos para cada espécie. Como se pode ver na Figura 19.14, os pesquisadores descobriram que a copa continha diversas espécies com valores altos de importância, que incluíam o bordo-de-açúcar, a faia-americana, o tulipeiro e diversas espécies de carvalhos e nogueiras.

Em contraste com essa distribuição de adultos, havia poucos carvalhos e nenhum tulipeiro ou nogueiras no sub-bosque. Estes não estavam no sub-bosque porque essas espécies não são muito tolerantes à sombra intensa que ocorre em uma floresta madura, e sim suscetíveis à pastagem pelos cervos. Em comparação, as árvores do bordo e da faia são muito tolerantes à sombra e menos suscetíveis à pastagem. Em consequência, podem sobreviver e crescer no sub-bosque de grandes árvores, enquanto outras espécies não conseguem. Com o tempo, a comunidade clímax de grandes árvores sofrerá um gradual deslocamento na composição da espécie dominante; à medida que as espécies da copa no presente gradualmente morrem, não haverá jovens carvalhos, tulipeiros ou nogueiras para substituírem-nas. Em resumo, a composição de uma comunidade clímax de grandes árvores na floresta decídua do norte pode mudar continuamente ao longo do tempo.

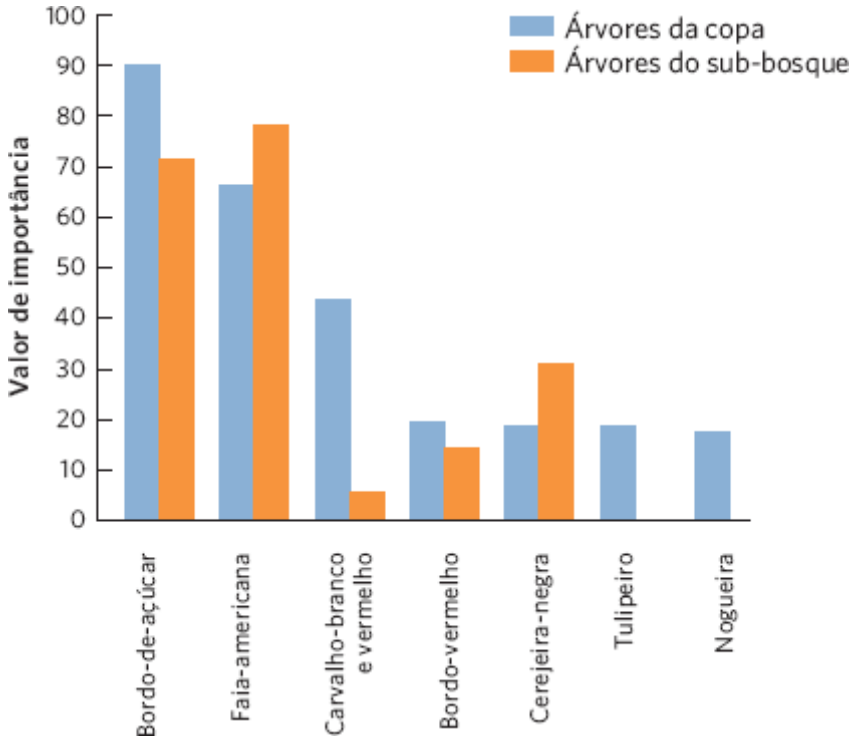


Figura 19.14 Composição variante de espécies em uma floresta clímax. Há muitas espécies de árvores na copa de uma floresta na Pensilvânia, como indicado pelo valor de importância de cada espécie. Contudo, no sub-bosque, há poucas árvores

de carvalho e nenhum tulipeiro ou nogueira, porque, quando elas são jovens, essas espécies não são tolerantes à sombra intensa, e sim suscetíveis à herbivoria pelos cervos. Isso sugere que a futura copa da floresta sofrerá uma mudança significativa na composição das árvores dominantes. (Dados de Long ZT *et al.* The impact of deer on relationships between tree growth and mortality in an old-growth beech-maple forest. *Forest Ecology and Management*. 2007; 252:230-8.)

MUDANÇAS ESPACIAIS NAS COMUNIDADES CLÍMAX

Vimos que a composição de uma comunidade clímax pode variar com o tempo. As comunidades clímax podem também variar na composição enquanto nos movemos ao longo de gradientes ambientais. Por exemplo, na década de 1930, os ecólogos de plantas descreveram a vegetação de clímax da maior parte do Wisconsin como uma floresta de bordo-tília (*Tilia americana*). Contudo, mais tarde determinaram que a floresta clímax apresentava diferenças para diversos locais por todo o estado. Na parte sul do estado, as árvores da faia eram mais comuns, enquanto no norte, a bétula, o abeto e a cicuta eram as mais vistas. Nas regiões mais secas, nas margens de pradarias a oeste, os carvalhos tornam-se mais proeminentes. Nos locais mais altos e mais secos, o álamo-tremedor, o carvalho-negro e a nogueira-de-casca-solta – há muito reconhecidas como espécies sucessionais de solos úmidos e bem drenados – vieram a ser aceitas como espécies de clímax.

CLÍMAX TRANSITÓRIO

Às vezes, uma comunidade clímax não é persistente, um fenômeno conhecido como uma **comunidade clímax transitório**. Um clímax transitório ocorre quando um local é perturbado frequentemente, tal que a comunidade clímax não consegue perpetuar-se. Um exemplo comum de um clímax transitório ocorre em pequenos alagados, às vezes, conhecidos como *poços vernais*, que se preenchem de água na primavera e, então, secam no verão ou congelam-se no inverno (Figura 19.15).[1] Embora os eventos de secar e congelar eliminem a maioria das espécies que constituem uma comunidade de poça, algumas têm estágios de dormência e persistem no solo até que o alagado se preencha novamente na primavera. Por exemplo, muitas espécies de zooplâncton produzem ovos dormentes, que podem persistir no fundo seco de um alagado e, então, eclodir quando o alagado é preenchido com água novamente. Analogamente, algumas espécies de caracóis podem estivar,[2] como discutido no Capítulo 4, o que possibilita a elas viver sob a superfície do solo de uma poça seca com seus processos metabólicos amplamente desligados. Quando a água volta, as plantas, os animais e os micróbios retornam de seus estágios de dormência à vida. Muitas outras espécies que vivem na terra como adultos, por exemplo, as rãs, as salamandras, os besouros aquáticos e as libélulas, depositam seus ovos em alagados. Dessa maneira, a comunidade novamente recomeça o processo de sucessão, apenas para ser destruída pelo verão seco ou pelo inverno congelante seguintes.

CRIAÇÃO DE CLAREIRAS EM UMA COMUNIDADE CLÍMAX

Às vezes, as comunidades clímax contêm espécies que não são consideradas de clímax. Essas espécies preenchem clareiras relativamente grandes, criadas por perturbações de pequena escala em uma área. Em florestas maduras, por exemplo, árvores adultas acabam por morrer e caem, deixando uma clareira na copa que possibilita a entrada da luz do sol (Figura 19.16). Se a clareira não for grande, os galhos circundantes das árvores vizinhas provavelmente crescerão e a fecharão. Contudo, se a clareira for grande, a área de intensa luz do sol proporciona condições favoráveis às espécies dos estágios serais iniciais, que têm sementes de grande dispersão e capacidade de crescer rapidamente sob condições de boa luminosidade. Em consequência, uma floresta madura, a qual contém em sua maioria espécies de árvores de clímax, também pode conter umas poucas espécies de sucessão inicial. As clareiras podem ocorrer em diversos biomas terrestres e aquáticos. Por exemplo, no Capítulo 18, vimos como aberturas de tamanho progressivamente crescente na zona entremarés favoreceram a formação de estados estáveis alternativos (ver a Figura 18.23).

Comunidade clímax transitório Comunidade clímax que não é persistente.

A

B

Figura 19.15 Clímax transitório. Comunidades de poça vernal passam por uma sucessão rápida de comunidade aquática, mas (**A**) a comunidade clímax que é obtida pela primavera e pelo verão é frequentemente destruída pela (**B**) secagem no fim do verão ou congelamento no inverno. Esta poça vernal é a área selvagem do riacho de French de Wisconsins. (Fotografia de Lee Wilcox.)

Figura 19.16 Clareiras em uma comunidade clímax. Quando uma grande árvore morre e cai no solo, ela abre uma área na floresta que possibilita a grandes quantidades de luz alcançarem o solo da floresta e favorecerem, assim, o crescimento de espécies dos estágios serais iniciais. Esta fotografia é do Parque Nacional do Corcovado na Costa Rica. (Fotografia de Chris Gallagher/Science Source.)

COMUNIDADES CLÍMAX SOB CONDIÇÕES AMBIENTAIS EXTREMAS

Como vimos neste capítulo, a composição de uma comunidade clímax é determinada pelas condições ambientais que se desenvolvem ao longo do tempo, incluindo a temperatura, a luz, os nutrientes e a umidade. Em algumas áreas, contudo, algumas condições ambientais adicionais também representam uma função, como nas comunidades afetadas por incêndios ou pela pastagem.

Os biomas nos quais o fogo acontece em intervalos regulares favorecem a persistência de espécies tolerantes ao fogo. Por exemplo, no Capítulo 16, vimos que as florestas de pinheiro no sudeste dos EUA sofrem incêndios periódicos, que matam árvores de carvalhos e outras espécies de folhas largas, mas não os pinheiros. De fato, algumas espécies de pinheiros nem mesmo liberam sementes de seus cones a menos que sejam ativadas pelo calor de um incêndio. Após um incêndio, as plântulas do pinheiro crescem rapidamente, porque há pouca ou nenhuma competição de outras espécies de sub-bosque. Em consequência, a sucessão da floresta alcança um clímax que é dominado por pinheiros. Quando um estágio sucessional persiste como o estágio seral final devido a incêndios periódicos, denomina-se uma **comunidade clímax mantida por fogo**.

A vegetação de chaparral encontrada na Califórnia é outra comunidade que tem um clímax mantido por fogo. Como discutimos no Capítulo 6, o chaparral da Califórnia é um exemplo de bioma bosque/arbusto, o qual apresenta condições frias e úmidas no inverno, e quentes e secas no verão. Assim, as plantas podem produzir camadas espessas de detritos que se tornam muito suscetíveis a incêndios durante os verões secos.

Quando um estágio sucessional persiste como o estágio seral final devido a uma pastagem intensa, é chamado de uma **comunidade clímax mantida por pastagem**. Os pastadores podem criar uma comunidade clímax diferente, porque preferencialmente consomem as plantas mais palatáveis e não as menos palatáveis ou com melhores defesas. Nos campos secos do Arizona, por exemplo, uma pastagem por gado intensa pode matar ou severamente danificar muitas espécies de gramíneas, e deixar para trás as plantas menos palatáveis, como a mesquita e o cacto (Figura 19.17).

No oeste da América do Norte, a pastagem por gado possibilita a invasão do bromo-vassoura (*Bromus tectorum*), uma gramínea nativa da Europa, Ásia e norte da África, que foi introduzida na América do Norte no fim do século 19. O bromo-vassoura é capaz de colonizar quando a pastagem remove grande parte das gramíneas competidoras. Uma vez estabelecido, os detritos que produz são bastante suscetíveis ao fogo. A pastagem promove a invasão do bromo-vassoura e os incêndios repetidos que ocorrem à sua persistência em longo prazo. Nesse caso, a mudança na comunidade clímax é mantida por uma combinação de pastagem e incêndios.

Neste capítulo, discutimos como as comunidades mudam ao longo do tempo após uma grande perturbação. Temos enfatizado que elas estão sempre mudando, tanto quando nos movemos dos estágios serais iniciais para os tardios, como

quando uma comunidade parece ter alcançado um estado de clímax. Observando tanto o que acontece após a perturbação quanto os mecanismos subjacentes que causam as transformações, obtemos novas compreensões dos processos que regulam a estrutura das comunidades. É importante também lembrar que o clima que influencia a sucessão está também mudando, o que significa que a sucessão na direção de um estágio de clímax está, na verdade, mirando um alvo perpetuamente em movimento.

Comunidade clímax mantida por fogo Estágio sucessional que persiste como o estágio seral final devido a incêndios periódicos.

Comunidade clímax mantida por pastagem Quando um estágio sucessional persiste como o estágio seral final devido a uma pastagem intensa.

Figura 19.17 Clímax mantido por pastagem. Em áreas de campos secos, como este sítio em Catalina, Arizona, uma pastagem intensa elimina muitas espécies de gramíneas e favorece o crescimento de cactos e árvores da mesquita. (Fotografia de Susan E. Swanberg.)

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

PROMOÇÃO DA SUCESSÃO EM UMA FAIXA DE MINERAÇÃO

Sucessão em área de mina. Quando uma mineração a céu aberto não é mais usada para a extração de carvão, plantam-se normalmente gramíneas a fim de manter o solo rapidamente e impedir a erosão, como neste sítio no Condado de Muskingum, Ohio. Com o tempo, outras plantas lentamente colonizarão a área e a sucessão acontecerá. (Fotografias de Michael Hiscar, Office of Surface Mining Reclamation and Enforcement. U.S. Department of the Interior.)

O carvão tem sido sempre uma importante fonte de energia na América do Norte e na Europa. Por diversos séculos, os humanos têm minerado o carvão próximo à superfície do solo, removendo as camadas superiores do solo e da rocha e, então, cavando em busca do carvão subjacente. Esse processo, conhecido como mineração a céu aberto ou mineração à superfície, é um modo eficiente de minerar o carvão, mas essas minas acabam por esgotá-lo e deixam uma imensa paisagem desnuda. Muitas regiões do mundo exigem que a indústria de mineração de carvão restaure a terra desnuda para uma condição mais natural.

Como o solo pode ter pouca ou nenhuma matéria orgânica remanescente após a mineração, é um desafio manipular a sucessão de comunidades para recuperar a área de terra. Impedir a erosão do solo é crítico e pode ser realizado por meio de uma colonização rápida da área com plantas que reteriam solo e, em última instância, realizariam a sucessão de uma maneira que promovesse a riqueza de espécies e aprimorasse o funcionamento do ecossistema. Para promover a sucessão em áreas anteriormente mineradas, precisamos compreender como ela funciona, observando as mudanças sucessionais em comunidades de plantas.

Na Espanha, os pesquisadores examinaram uma cronossequência de 26 minerações de superfície na região norte do país que haviam sido abandonadas em períodos de 1 a 32 anos. Todas as minas tinham solos e climas semelhantes. Quando os pesquisadores examinaram as mudanças na riqueza de espécies, descobriram que as minas abandonadas por 1 ano tinham oito espécies de plantas e a riqueza de espécies havia alcançado um pico de 28 espécies após 10 anos do abandono. Esse pico foi causado pela persistência de algumas das espécies pioneiras, combinadas com a colonização de espécies sucessionais tardias. Após 10 anos, a riqueza de espécies apresentou um declínio gradual; minas abandonadas por 32 anos tinham apenas de 7 a 8 espécies. Assim como com outras comunidades discutidas neste capítulo, a maioria das espécies nos locais recentemente abandonados era de plantas anuais e dispersadas pelo vento. Elas eram capazes de tolerar as condições duras das minas recentemente abandonadas. Após 10 anos, houve um aumento no número de herbáceas perenes e plantas lenhosas começaram a colonizar a área. Isso incluiu plantas fixadoras de nitrogênio que contribuíram com grandes quantidades de matéria orgânica e nitrogênio para o solo, o que facilitou as plantas lenhosas subsequentes, incluindo árvores, que começaram a dominar após 20 anos. Essas mudanças correlacionaram-se com o aumento do nitrogênio no solo, o que fez chegar à conclusão de que a formação das comunidades iniciais pelas plantas estava facilitando a colonização e o crescimento de espécies posteriores.

Compreender como a sucessão procede ajuda os cientistas a elaborarem recomendações para acelerar a sucessão. Por exemplo, pesquisadores na Alemanha examinaram como a sucessão seria afetada sob três manipulações diferentes: deixar o sítio passar pela sucessão de modo natural; arar a área com uma mistura de sementes de herbáceas e gramíneas ou cobrir a área com feno recentemente cortado, o que ajuda a reduzir a erosão e produz as sementes de dúzias de herbáceas e gramíneas contidas no solo. Após 4 anos, as áreas que sofreram uma sucessão natural tinham apenas 35% da cobertura de vegetação, enquanto os locais tratados com sementes aradas ou feno apresentavam mais de 80% de cobertura vegetacional. Essas diferenças significativas na cobertura de vegetação afetaram a erosão do solo; as áreas com sementes semeadas ou feno verde tinham veios abertos pela erosão com menos de 5 cm de profundidade, enquanto as que sofreram sucessão natural continham veios de até 1,5 m de profundidade. As áreas que sofreram sucessão natural apresentavam também uma riqueza de espécies menor durante o primeiro ano e um índice de similaridade menor, embora a riqueza das três áreas tenha convergido pelo fim do nono ano de experimento. Em conjunto, esses dados confirmam que, embora a sucessão primária ocorra naturalmente em áreas de minas abandonadas, podemos usar nosso conhecimento da sucessão para acelerar o processo e rapidamente colocar uma paisagem desnuda na direção de uma comunidade muito mais natural. Contudo, como aprendemos neste capítulo, as comunidades terrestres podem levar séculos de sucessão após uma perturbação, como uma mineração de superfície, antes que possam assemelhar-se às comunidades originariamente existentes.

Fontes: Alday JG *et al*. Functional groups and dispersal strategies as guides for predicting vegetation dynamics on reclaimed mines. *Plant Ecology.* 2011; 212:1759-75.
Baasch A *et al.* Nine years of vegetation development in a postmining site: effects of spontaneous and assisted site recovery. *Journal of Applied Ecology*. 2012; 49:251-60.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A sucessão ocorre em uma comunidade quando as espécie substituem umas às outras ao longo do tempo.** O processo de sucessão pode ser observado por observações diretas ao longo do tempo ou observações indiretas, que usam cronossequências ou partes de organismos, como o pólen que foi preservado naturalmente com o passar dos anos. A sucessão ocorre na terra, na qual podemos distinguir entre sucessão primária e secundária, e na água. A sucessão frequentemente não segue uma trajetória linear simples de substituição de espécies, mas há um padrão comum de uma riqueza rápida e progressivamente crescente de espécies com o tempo, que se estabiliza e pode, subsequentemente, apresentar um pequeno declínio.

■ **A sucessão pode ocorrer por meio de mecanismos diferentes.** Os mecanismos de sucessão podem ser classificados como facilitação, inibição e tolerância. Mais de um mecanismo é capaz de operar em uma comunidade que experimenta a sucessão, e os atributos das espécies ajudam a determinar os mecanismos que ocorrem, e onde cada espécie ocorre nos estágios sucessionais.

■ **A sucessão nem sempre produz uma única comunidade clímax.** À medida que a sucessão se processa, o ambiente continua a mudar, até que as condições obtenham um ponto de relativa estabilidade e a espécie dominante pareça ser persistente. Contudo, a comunidade clímax pode continuar a sofrer pequenas mudanças ao longo do tempo. A comunidade clímax pode também diferir em uma região ao longo de gradientes ambientais como temperatura e umidade. Algumas comunidades clímax são transitórias porque sofrem perturbações regulares que reiniciam a sucessão, como poças vernais que se secam a cada verão. Condições extremas, incluindo incêndios e intensa pastagem, podem também alterar as comunidades clímax para produzir uma composição diferente de organismos dominantes.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Como os ecólogos distinguem entre sucessão primária e secundária?

2. Ao usar uma cronossequência para documentar a trajetória da sucessão, quais seriam as premissas?

3. Que tipos de espécies o equilíbrio entre a capacidade de dispersão e a capacidade competitiva afetaria e como poderiam colonizar pequenas clareiras em oposição a grandes clareiras em uma comunidade?

4. Por que não deveríamos esperar existir uma única comunidade clímax em um bioma?

5. Compare e confronte os conceitos de facilitação, inibição e tolerância no contexto da sucessão ecológica.

6. Se duas espécies de plantas têm dispersão e capacidades competitivas semelhantes, que fator poderia ajudar a determinar que espécie ocupa um estágio seral inicial?

7. Compare as explicações clássicas e modernas para a sucessão de laguinhos e lagos.

8. Quando uma comunidade sofre sucessão, por que a riqueza de espécies de uma comunidade inicialmente aumenta, então se estabiliza e finalmente declina?

9. Por que as espécies de sucessão inicial e tardia tendem a ter diferentes adaptações?

10. Por que os clímaxes transitórios não são estáveis?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | A RIQUEZA DE ESPÉCIES NA BAÍA DA GELEIRA

Tipicamente, pensamos na sucessão como uma série de diferentes espécies dominando um local ao longo do tempo. Os ecólogos William Reiners *et al*. visitaram os sítios na baía da Geleira que haviam sido expostos à retração da geleira em diferentes épocas. Eles quantificaram a riqueza de espécies para cada um dos cinco tipos de vegetação. Usando os dados deles na tabela, crie um gráfico de barras que mostre a riqueza de espécies para cada uma dos cinco tipos de vegetação em um dado estágio seral.

Com baseado neste gráfico, o que acontece com a riqueza total de espécies dos sítios da baía da Geleira à medida que a sucessão prossegue?

Fonte: dados de Relners W *et al*. Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska. *Ecology*. 1971; 52:55-69.

ESTÁGIO SUCESSIONAL	MUSGOS, HEPÁTICAS, E LIQUENS	ARBUSTOS BAIXOS E HERBÁCEAS	ARBUSTOSALTOS	ÁRVORES
Pioneira	2	9	0	0
Arbusto baixo	5	9	3	0
Arbusto alto	3	9	6	0
Floresta de abeto	18	8	3	2
Floresta de cicuta	20	15	4	2

[1]N.R.T.: Fenômeno comum nas zonas temperadas, embora praticamente ausente nos trópicos e nas zonas equatoriais.

[2]N.R.T.: Significado no sentido biológico do termo.

CAPÍTULO 20

Movimento de Energia nos Ecossistemas

Salamandra-de-costas-vermelhas. A introdução de minhocas da Europa e da Ásia nas florestas do norte, que historicamente não tinham essas minhocas, causou um declínio na serapilheira e nos insetos no solo. Isso tem levado a um forte declínio na abundância de salamandras-de-costas-vermelhas. (Fotografia de George Grall/National Geographic Stock.)

A Função da Minhoca nos Ecossistemas Terrestres

As minhocas têm uma função importante nos ecossistemas terrestres. À medida que cavam o solo para consumir detritos, aeram solos compactados, o que possibilita à água percolar melhor por dentro do solo. As minhocas parecem estar em toda parte na América do Norte; qualquer um pode tê-las visto em calçadas e estradas durante os dias chuvosos, ou no solo, se alguma vez já trabalhou em um jardim. Portanto, é surpreendente que muitas espécies comuns de minhocas não sejam nativas da América do Norte, mas tenham sido introduzidas da Europa e da Ásia durante o século 16. As florestas temperadas do norte e as boreais da América do Norte não tinham anteriormente quaisquer minhocas, mas os vermes introduzidos estão atualmente tendo um efeito profundo no movimento da energia nesses ecossistemas do norte.

> **"As florestas temperadas do norte e as boreais da América do Norte não tinham anteriormente quaisquer minhocas, mas os vermes introduzidos estão atualmente tendo**

um efeito profundo no movimento de energia nesses ecossistemas do norte".

Os cientistas levantaram a hipótese de que as florestas do norte não tinham nenhuma espécie nativa de minhoca terrestre, por causa das geleiras que avançaram sobre a região durante as últimas eras glaciais e eliminaram toda a vida. Desde que o gelo retrocedeu há 10 mil anos, muitas outras espécies animais têm, desde então, retornado à área. Contudo, as minhocas nativas que sobreviveram no sul dos EUA apresentam uma taxa muito baixa de dispersão e não chegaram ainda em muitos *habitats* do norte do país. Quando não há vermes, a serapilheira nessas florestas é principalmente decomposta por fungos e microrganismo do solo. Contudo, isso mudou quando os colonizadores europeus inadvertidamente introduziram vermes europeus e asiáticos nas regiões do norte da América do Norte. Esses vermes têm uma taxa alta de dispersão e toleram um amplo intervalo de condições ecológicas.

As minhocas introduzidas estão ainda em processo de dispersão para as florestas do norte, auxiliadas pela construção de estradas de madeireiras e pescadores que as usam como isca. Como consumidoras de folhas mortas, elas podem consumir boa parte da energia disponível nos detritos e transferir muitos nutrientes para mais fundo no solo, onde as plantas jovens não conseguem alcançar. Esses vermes também deixam muito menos energia para outros organismos, como os fungos do solo especialistas em decompor folhas mortas. Essa é uma grande mudança na transferência de energia. Além de mover os nutrientes para longe do solo da floresta, a atividade das minhocas deixa uma camada fina de folhas e outras matérias orgânicas que levam a condições mais secas do solo. Tais mudanças nas condições abióticas alteram dramaticamente a teia alimentar do solo. Por exemplo, em 2009, os pesquisadores relataram que a chegada recente dos vermes introduzidos nas florestas de Nova York e da Pensilvânia causou quase 50% de redução na serapilheira. Isso resultou em um declínio significativo na abundância de insetos no solo, como os colêmbolos, as formigas e os besouros. O declínio dos insetos também significou que havia menos energia disponível para os predadores dos insetos, como a salamandra-de-volta-vermelha (*Plethodon cinereus*). Em áreas com alta densidade de minhocas introduzidas, o declínio da serapilheira e de insetos do solo resultou em uma redução no número de salamandras. Enquanto as salamandras adultas podem consumir minhocas, as jovens alimentam-se dos insetos muito menores.

Minhocas introduzidas. As florestas boreais e temperadas do norte não tinham minhocas nativas desde que as geleiras eliminaram-nas durante as últimas eras glaciais. Hoje, essas florestas estão sendo invadidas por espécies de minhocas inadvertidamente introduzidas da Europa e da Ásia. (Fotografia de Oxford Scientific/Getty Images.)

As salamandras não são os únicos consumidores afetados pela invasão das minhocas. Em 2012, pesquisadores relataram que um furnarídeo habitante da floresta (*Seiurus aurocapilla*) estava desaparecendo em áreas do Wisconsin e Minnesota, onde as minhocas introduzidas haviam invadido. Embora os mecanismos exatos não estejam claros nesse caso, os pesquisadores suspeitaram que o declínio nos furnarídeos era em parte devido às minhocas terem reduzido a disponibilidade de insetos no solo da floresta, algo semelhante ao que causou o declínio da salamandras-de-volta-vermelha.

A história da invasão das minhocas demonstra que as espécies dependem do fluxo de energia entre produtores, detritívoros e consumidores. Mudanças no fluxo de energia entre grupos tróficos podem ter grandes impactos sobre as espécies que habitam um ecossistema. Neste capítulo, exploraremos o fluxo de energia pelas teias alimentares e a dinâmica do movimento de energia pelo ecossistema.

Fontes: Loss SR *et al.* Invasions of non-native earthworms related to population declines of ground-nesting songbirds across a regional extent in northern hardwood forests of North America. *Landscape Ecology* 2012; 27:683-96.
Maerz JC *et al.* Declines in woodland salamander abundance associated with non-native earthworm and plant invasions. *Conservation Biology* 2009; 23:975-81.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A produtividade primária proporciona energia ao ecossistema.
- A produtividade primária líquida difere entre os ecossistemas.
- O movimento de energia depende da eficiência do seu fluxo.

▶ No Capítulo 1, notamos que a abordagem de ecossistema na ecologia focaliza-se na transferência de energia e matéria entre os componentes vivos e não vivos dentro e entre os ecossistemas. A quantidade de energia que alimenta os ecossistemas e a eficiência com a qual é transferida pelos níveis tróficos determinam o número de níveis tróficos nas comunidades e nos ecossistemas. A quantidade de energia disponível e a eficiência da sua transferência indicam a biomassa dos organismos que existem em cada nível trófico e o total de energia que é deixado para trás por carniceiros, detritívoros e decompositores. Neste capítulo, discutiremos o movimento da energia nos ecossistemas, incluindo a importância dos produtores primários e o fluxo de energia pela teia alimentar. No próximo capítulo, concentraremos nossas atenções em como a matéria, na forma de elementos químicos-chave, circula pelos ecossistemas.

A produtividade primária proporciona energia ao ecossistema

A maior parte de toda a energia que circula nos ecossistemas origina-se da energia solar que alimenta a fotossíntese dos produtores. Como vimos no Capítulo 1, algumas comunidades – como aquelas que se formam em torno das chaminés hidrotérmicas no oceano profundo – baseiam-se na quimiossíntese como sua fonte de energia. A despeito da origem, os produtores colocam a energia para trabalhar e formam a base das teias alimentares. Eles usam essa energia para respiração, crescimento e reprodução; a quantidade usada para o crescimento e reprodução representa a energia disponível para os consumidores. Nesta seção, examinaremos como os ecólogos quantificam a quantidade de energia que os produtores utilizam para funções diferentes, de que maneira os pesquisadores fazem essas medições nos diferentes tipos de ecossistemas e como a quantidade de energia disponível nos produtores afeta o crescimento e a reprodução dos consumidores.

PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA

A **produtividade primária** é a taxa na qual a energia química ou solar é capturada e convertida em ligações químicas pela fotossíntese ou quimiossíntese. A produtividade primária revela-nos quanta energia está disponível em um ecossistema. Um conceito associado é o ***standing crop*** **(“massa em pé”)** de um ecossistema, que é a biomassa de produtores encontrados no ecossistema em uma determinada área e momento do tempo. Por exemplo, o *standing crop* de uma floresta é a massa total de árvores, arbustos, herbáceas e gramíneas que estão em uma área da floresta em um determinado dia. Os ecossistemas com alta produtividade primária podem ou não ter um alto *standing crop*. Em lagos onde as algas têm uma alta produtividade, os consumidores podem comê-las aproximadamente quase tão rápido quanto elas crescem, e, assim, o *standing crop* de algas permanecerá baixo.

Os ecólogos identificam dois tipos de produtividade primária: *produtividade primária bruta* e *produtividade primária líquida*. A **produtividade primária bruta (PPB)** é a taxa na qual a energia é capturada e assimilada pelos produtores em uma área específica. Nós geralmente expressamos a produtividade em unidades de joules (J) ou quilojoules (kJ) por metro quadrado por ano. Desse total, os produtores utilizam alguma parte da energia assimilada para o seu próprio metabolismo, que é medido em termos da quantidade de respiração dos produtores. O resto da energia assimilada é convertido em biomassa do produtor, o que inclui o crescimento e reprodução. A taxa de energia assimilada pelos produtores e convertida em sua biomassa em uma área específica é a **produtividade primária líquida (PPL)**. Podemos também mostrar isso na forma de uma equação:

PPL = PPB – Respiração

Considerando a taxa na qual o Sol provê energia, a fotossíntese não é um processo muito eficiente. Como ilustrado na Figura 20.1, aproximadamente 99% de toda a energia solar disponível aos produtores ou são refletidos neles ou passam por seus tecidos sem ser absorvida. De 1% da energia solar que os produtores absorvem e usam para a fotossíntese – ou seja, a produtividade primária bruta – cerca de 60% são usados para a respiração. Isso significa que somente 40% da energia solar absorvida vão para a produtividade primária líquida – o crescimento e reprodução dos produtores. Por exemplo, se medirmos a produtividade de uma floresta na América do Norte em unidades de quilogramas de carbono por metro quadrado por ano, uma floresta dessas deveria ter uma PPB de 2,5 kg C/m^2/ano. Desse total, a floresta usará em torno de 1,5 kg C/m^2/ano para a respiração, deixando 1,0 kg C/m^2/ano para o crescimento e a reprodução, o que representa a PPL da floresta.

Produtividade primária Taxa na qual a energia solar ou química é capturada e convertida em ligações químicas pela fotossíntese ou quimiossíntese.

***Standing crop* ("massa em pé")** A biomassa de produtores encontrados em uma determinada área no ecossistema em um específico momento no tempo.

Produtividade primária bruta (PPB) Taxa na qual a energia é capturada e assimilada pelos produtores em uma determinada área.

Produtividade primária líquida (PPL) Taxa de energia assimilada pelos produtores e convertida em biomassa do produtor em uma determinada área.

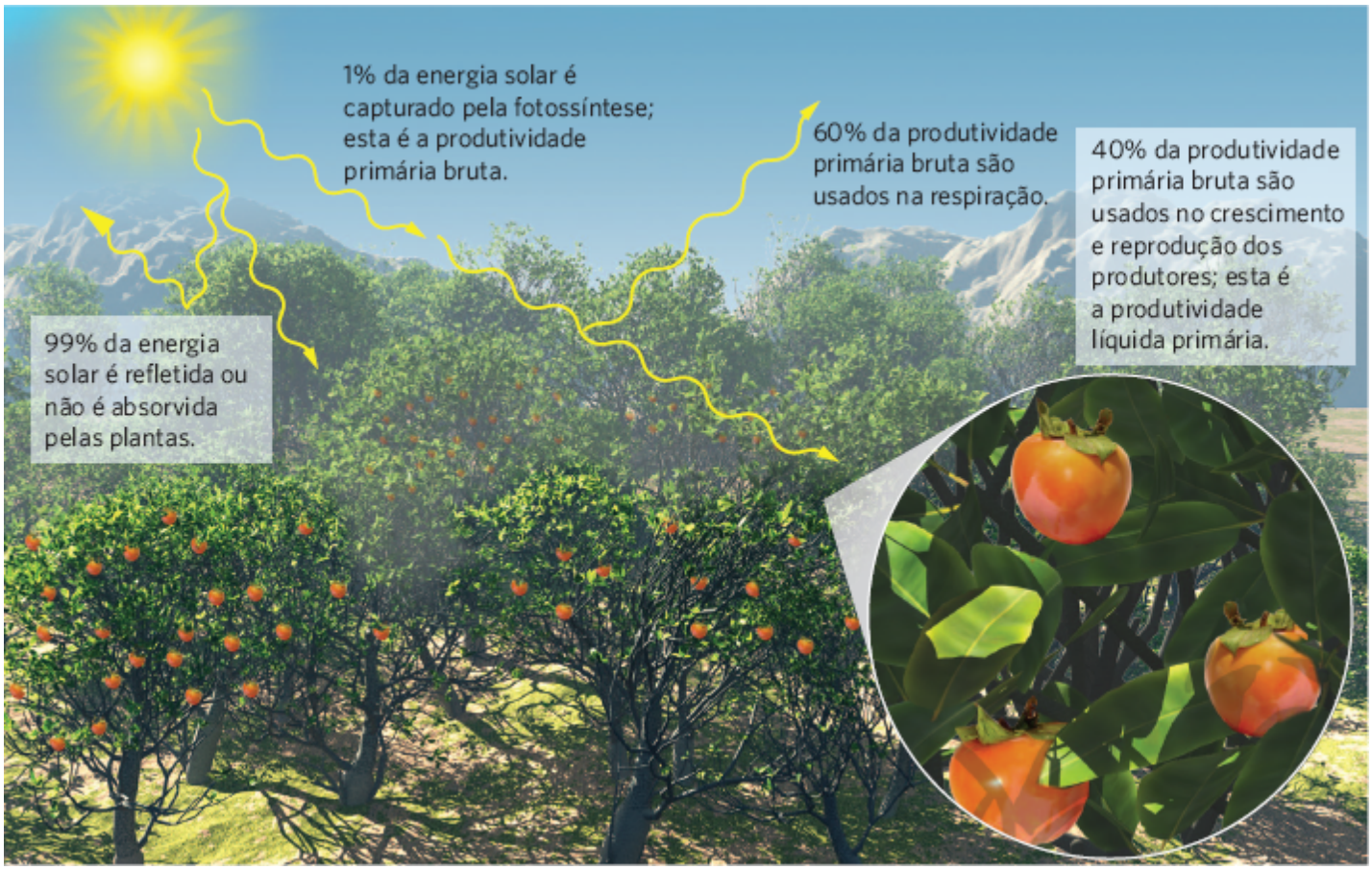


Figura 20.1 Produtividade primária bruta e produtividade primária líquida. Em torno de 99% da energia solar é refletida pelos produtores ou passa por entre seus tecidos sem ser absorvida. Somente cerca de 1% é capturado pela fotossíntese para a produtividade primária bruta (PPB, GPP). Da PPB total, aproximadamente 60% são usados pelos produtores para a respiração. Os 40% restantes estão disponíveis aos produtores para crescimento e reprodução, o que é conhecido como a produtividade primária líquida (PPL, NPP).

MENSURAÇÃO DA PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA

A produtividade primária é a fundação para o fluxo de energia por meio de teias alimentares e ecossistemas. Ser capaz de medir a produtividade primária possibilita-nos rastrear como ela muda em um ecossistema com o tempo, além da variação dela em diferentes ecossistemas por todo o planeta. Visto que a produtividade primária é uma taxa, podemos medi-la quantificando a variação da biomassa dos produtores ao longo do tempo, bem como o movimento do dióxido de carbono ou o movimento de oxigênio, ambos no tempo. Em ecossistemas terrestres, normalmente aferimos a produtividade das plantas, mas, nos aquáticos, podemos mensurar a produtividade de plantas, das grandes *kelps* ou das pequeninas espécies de algas. Como veremos, a escolha de como medir a produtividade primária depende do ecossistema específico sendo estudado.

Ao aferir a produtividade primária, é crítico determinar se nossas medidas representam uma produtividade primária líquida ou bruta. Em alguns casos, podemos calcular a produtividade primária líquida e a respiração separadamente, e, então, usar esses valores para estimar a bruta. Assim, discutiremos diversos métodos comuns para medir a produtividade primária tanto nos ecossistemas terrestres quanto nos aquáticos.

Mensuração das mudanças na biomassa do produtor

Um dos modos mais simples de mensurar a PPL é medindo a biomassa do produtor em uma área no início e no fim da estação de crescimento (Figura 20.2).[1] Por exemplo, nos ecossistemas de pradaria, os pesquisadores normalmente medem a quantidade de novos crescimentos de plantas que se acumularam no fim da estação de crescimento do verão, enquanto nos aquáticos, os ecólogos aferem a biomassa dos grandes produtores aquáticos como as *kelps*. Os pesquisadores podem coletar o crescimento de uma estação, deixá-lo secar e, então, pesá-lo para determinar quanto crescimento ocorreu durante a estação. Quando os cientistas medem uma colheita para determinar sua biomassa, assumem que não há uma herbivoria significativa, ou que a mortalidade dos tecidos ocorreu durante o período do crescimento do produtor, ou ainda estimam a quantidade de biomassa perdida para esses dois processos e incluem essa estimativa na produtividade primária líquida.

Ao realizarem a colheita, os pesquisadores tanto secam e pesam as plantas dos ecossistemas aquáticos ou terrestres quanto podem somente coletar a parte da planta que vive acima do solo. Contudo, a quantidade de biomassa abaixo do solo para algumas plantas pode ser significativa. Por exemplo, as gramíneas perenes com extensos sistemas radiculares têm duas vezes mais massa abaixo do solo do que acima. Por outro lado, a maioria das árvores apresenta cerca de cinco vezes mais massa acima do solo que abaixo.

A B

Figura 20.2 Produtividade primária da colheita. A produtividade primária líquida é normalmente medida coletando-se de uma área definida de um ecossistema no fim da estação de crescimento e determinando-se a biomassa acumulada dos produtores. Essa técnica pode ser usada em (A) escalas pequenas, como as destes estudantes, que estão medindo a biomassa acima do solo das plantas, ou em (B) escalas grandes, como a colheita de plantações em um campo. (Fotografias de (A) Jamie Shady e (B) Leonid Shcheglov/Shutterstock.)

Medir a biomassa abaixo do solo é um desafio e tanto. Recuperar os rizomas, os tubérculos e as raízes de plantas de solos terrestres, ou dos bentos aquáticos, é geralmente inviável, porque estão muito fundo ou esses sistemas radiculares são compostos de muitas raízes finas que se quebram quando coletadas. Em várias plantas, essas finas raízes morrem e são substituídas por novas, o que torna difícil estimar quanta biomassa certo grupo de produtores acumulou. É também complicado levar em conta as plantas com relações mutualísticas com fungos micorrizais. Essas plantas podem enviar carboidratos para os fungos, mas, como esses carboidratos não são mais uma parte da planta, é difícil obter uma estimativa precisa da produtividade dela. Portanto, temos que ser cuidadosos ao tirar conclusões sobre diferenças na produtividade, quando medimos somente variações na biomassa acima do solo para estimar a produtividade primária líquida.

Mensuração da assimilação e da liberação de CO_2

Como os produtores assimilam o CO_2 durante a fotossíntese e produzem CO_2 ao respirarem, podemos medir a produtividade primária em ecossistemas terrestres quantificando a assimilação e a liberação de CO_2 pelas folhas das plantas. Uma maneira de calcular essas variações no CO_2 é colocando uma pequena planta ou folha em um recipiente selado com um sensor altamente sensível de CO_2, como ilustrado na Figura 20.3. Quando o recipiente é colocado em frente a uma luz que simula a luz do Sol, a planta consome CO_2 enquanto executa a fotossíntese e produz carboidratos. A planta simultaneamente produz CO_2 ao passo que metaboliza alguns dos seus carboidratos pela respiração. Como a assimilação do CO_2 da fotossíntese excede a liberação de CO_2 pela respiração, a assimilação líquida de CO_2 representa a produtividade primária líquida.

Podemos também estimar a PPB usando essa técnica. Como a PPB é a soma da produtividade primária líquida com a respiração, é possível determinar a PPB combinando a nossa estimativa da PPL com uma estimativa de quanta respiração está ocorrendo na planta. Isso pode ser feito colocando-se folhas ou plantas inteiras em câmaras sem luz solar. Se medirmos a taxa de respiração da planta no escuro e adicionarmos à PPL da planta, podemos estimar a produtividade primária bruta usando a seguinte equação rearrumada:

$$\text{PPB} = \text{PPL} + \text{Respiração}$$

Como esses experimentos são conduzidos usando algumas câmaras colocadas na luz e outras no escuro, eles são, algumas vezes, denominados de experimentos da garrafa clara-escura.

Diversas outras técnicas podem também ser utilizadas para medir a assimilação e liberação de CO_2. Por exemplo, os pesquisadores podem colocar uma planta ou uma folha em um recipiente selado e, então, adicionar CO_2 em um recipiente com um isótopo raro do carbono, como o ^{14}C. Com isso, é possível rastrear o movimento líquido do ^{14}C do ar para dentro dos tecidos da planta durante a fotossíntese e dos tecidos da planta de volta para o ar durante a respiração. Esse movimento líquido do ^{14}C proporciona uma medida da produtividade primária líquida.

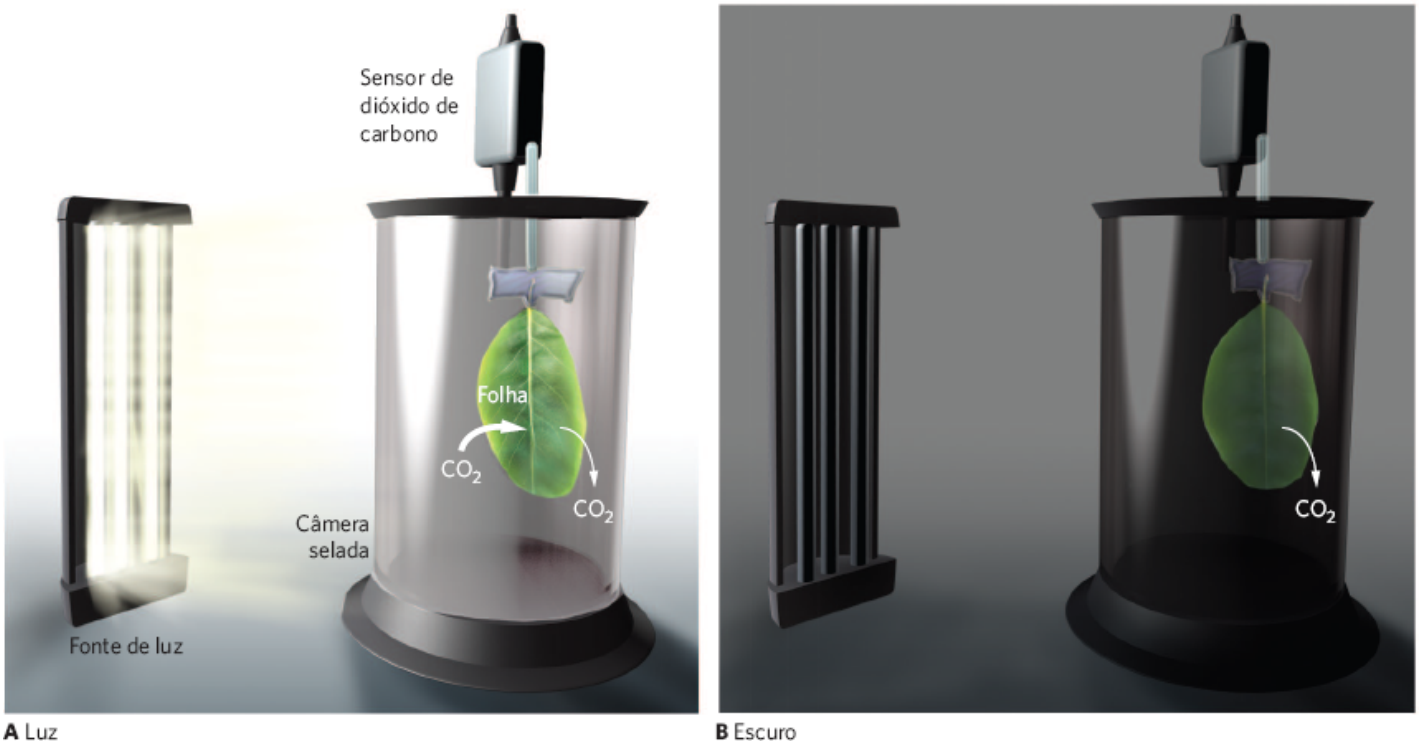


Figura 20.3 Mensuração da assimilação e da liberação de CO_2. **A.** Em um recipiente selado iluminado pela luz, sensores podem detectar uma queda no CO_2 do ar à medida que a folha processa a fotossíntese. Essa queda ocorre porque a fotossíntese da planta consome o CO_2 em uma taxa mais rápida do que a respiração da planta produz CO_2. **B.** Quando a luz é desligada, os sensores detectam um aumento no CO_2 do ar, pois a folha executa somente a respiração.

Em uma escala maior, como em um campo ou em uma floresta, os pesquisadores desenvolveram técnicas para medir a assimilação e a liberação de CO_2 usando torres que amostram a concentração de CO_2 em diferentes alturas acima do solo. Medindo a concentração de CO_2 que se move para cima a partir da vegetação abaixo, em comparação com a concentração de CO_2 na atmosfera, os pesquisadores podem estimar as taxas de fotossíntese e de respiração que estão ocorrendo em uma determinada área.

Mensuração da assimilação e da liberação de O_2

Nos ecossistemas aquáticos, os produtores dominantes são tipicamente as células algais. Como a maioria das algas são pequeninas, elas nem sempre são viáveis para coletar e medir sua biomassa a fim de apurar a produtividade primária líquida. Quantificar as variações na concentração de CO_2 também não é um modo viável de aferir a produtividade primária, porque o CO_2 dissolvido na água rapidamente se converte em íons bicarbonato, como discutimos no Capítulo 2. Contudo, como os produtores liberam O_2 durante a fotossíntese e assimilam O_2 com a respiração, podemos estimar a PPL e a PPB medindo a assimilação e a liberação de O_2.

Para calcular a produtividade primária usando a concentração de O_2 na água, podemos usar um processo semelhante à estimativa da produção primária com base no CO_2, ou seja, é possível conduzir um experimento de garrafa clara-escura. Começamos imergindo duas garrafas sob a superfície da água para coletar as algas. Uma garrafa é clara, possibilitando que a luz solar penetre. Nessa, medimos o aumento líquido da produção de O_2 que ocorre com os efeitos combinados de fotossíntese e respiração pelas algas. A outra garrafa é opaca e, assim, a luz do Sol não pode penetrar. Nessa, as algas não podem fotossintetizar, mas são capazes somente de respirar e reduzir a concentração O_2. Como as medidas da garrafa clara de PPL e a da garrafa opaca mensuram somente a respiração, podemos estimar a PPB adicionando os valores obtidos de cada uma.

Sensoriamento remoto

As técnicas que discutimos medem a produtividade primária líquida e bruta em escalas espacialmente pequenas, variando de uma única folha até uma pequena área de terra ou pouco volume de água. Além disso, se quiséssemos avaliar a produtividade em escalas espaciais muito grandes, incluindo mudanças na produtividade em continentes ou oceanos? Uma solução para esse desafio é o *sensoriamento remoto*. O **sensoriamento remoto** é uma técnica que possibilita medir as condições na Terra a partir de um local distante, geralmente usando satélites ou aviões, que tiram fotografias de grandes áreas do globo. Essas imagens ajudam os cientistas a determinar como diferentes comprimentos de onda de luz são refletidos ou absorvidos. Como discutimos no Capítulo 3, os pigmentos de clorofila absorvem comprimentos de onda na faixa do vermelho e do azul, mas refletem os comprimentos de onda na faixa do verde. Portanto, as imagens de satélites de ecossistemas que mostram um padrão de alta absorção de luz azul e vermelha e alta reflectância de luz verde indicam ecossistemas com alta vegetação em pé de produtores. Variações na biomassa do produtor ao longo do tempo podem, portanto, ser usadas para estimar a produtividade primária líquida.

PRODUÇÃO SECUNDÁRIA

A produtividade primária é a fundação da teia alimentar, porque representa a fonte de energia para os herbívoros. Para compreender como a energia move-se dos produtores para os consumidores, precisamos considerar diversas vias diferentes, mostradas na Figura 20.4. Começamos com os produtores que os herbívoros consomem. Estes consomem somente uma pequena fração da quantidade total da biomassa dos produtores disponível e podem somente digerir uma parte da energia consumida. Por exemplo, muitos frutos contêm sementes duras que os herbívoros não podem digerir, e, assim, as sementes são excretadas por inteiro. Vimos um exemplo disso no fim do Capítulo 17, quando discutimos as tartarugas de Aldabra que foram introduzidas em uma ilha na República de Maurício. Essas tartarugas alimentam-se frutos da árvore de ébano e dispersam as sementes quando defecam. A parte da energia consumida excretada ou regurgitada é conhecida como **energia egestada**. Por outro lado, a parcela de energia que um consumidor digere e absorve é conhecida como **energia assimilada**.

Da energia assimilada por um consumidor, a parte usada para a respiração é conhecida como **energia respirada**. O resto pode ser utilizado para crescimento e reprodução. Por exemplo, os consumidores como as aves frugívoras precisam de uma grande dose de energia para a respiração com o propósito de manter uma temperatura corporal constante, enquanto as tartarugas frugívoras de mesma massa necessitam de muito menos energia para a respiração, porque são ectotérmicas. Em consequência, as aves reservam mais de sua energia assimilada para a respiração do que as tartarugas. Como a taxa de energia assimilada dos consumidores é a quantidade de energia empregada na respiração, no crescimento ou na reprodução, ela é análoga ao conceito de PPB para os produtores.

Se considerarmos a energia assimilada dos consumidores e subtrairmos a energia usada para a respiração, terminamos com a energia usada para acumulação de biomassa; a taxa de acumulação de biomassa dos consumidores em uma determinada área é chamada **produtividade secundária líquida**. Como a produtividade secundária líquida depende da produtividade primária como fonte de energia, poderíamos esperar que um aumento na produtividade primária líquida causasse um aumento da produtividade secundária líquida. Os pesquisadores compilaram estimativas de produtividade primária e secundária líquida de uma ampla gama de biomas terrestres. Como mostrado na Figura 20.5A, aumentos da produtividade primária líquida estão correlacionados positivamente com aumentos na produtividade secundária líquida. Nos ecossistemas aquáticos, os pesquisadores também descobriram que aumentos na produtividade do fitoplâncton – um produtor dominante em muitos biomas aquáticos – estão positivamente correlacionados com a produtividade do zooplâncton herbívoro consumidor de algas, o que é possível de observar na Figura 20.5B.

Sensoriamento remoto Técnica que possibilita medir as condições na Terra a partir de um local distante, geralmente usando satélites ou aviões, que tiram fotografias de grandes áreas do planeta.

Energia egestada Parte da energia consumida que é excretada ou regurgitada.

Energia assimilada Parte da energia que um consumidor digere e absorve.

Energia respirada Parte da energia assimilada que um consumidor usa para a respiração.

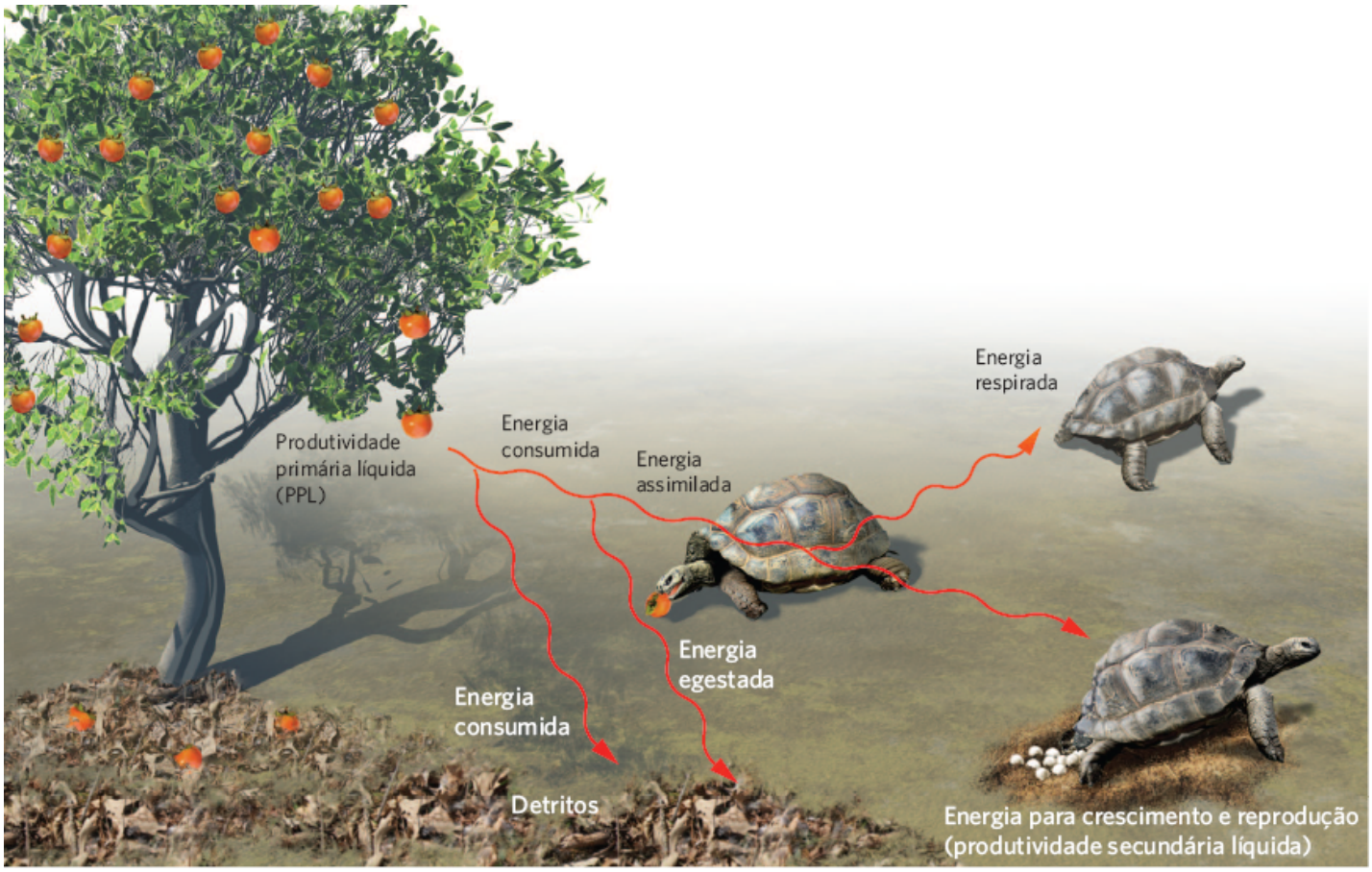


Figura 20.4 Caminho da produtividade primária até a secundária. Os herbívoros coletam energia ingerindo produtores. Da energia obtida pela ingestão, parte é perdida na forma de energia egestada, o que representa os tecidos indigestos dos produtores. O resto da energia é assimilado. Da energia assimilada, parte é usada para a respiração. O resto é utilizado para crescimento e reprodução, que é a produtividade secundária.

Quantificar a produtividade secundária líquida tem muitos dos mesmos desafios de fazer o mesmo com a produtividade primária líquida, incluindo a necessidade de levar em conta os herbívoros que são removidos do ecossistema por predadores ou doenças. Além disso, a correlação positiva entre produtividade primária e secundária líquida sugere uma função importante do controle *bottom-up* das comunidades, um conceito que discutimos no Capítulo 18. Contudo, sabemos que os efeitos *top-down* dos predadores também afetam algumas comunidades.

A produtividade primária líquida difere entre os ecossistemas

Agora que compreendemos a produtividade primária líquida e como ela afeta os herbívoros que a consomem, podemos examinar como varia entre os ecossistemas por todo o mundo. Compreender esses padrões é importante, porque os ecossistemas com produtividade primária maior deveriam, em geral, sustentar uma produtividade secundária maior, o que significa que os lugares mais produtivos provavelmente têm uma abundância alta ou uma diversidade elevada de consumidores. Nesta seção, investigaremos os padrões de produtividade primária em diferentes ecossistemas e discutiremos os fatores abióticos que determinam esses padrões de produtividade primária líquida.

Produtividade secundária líquida Taxa de acumulação de biomassa dos consumidores em uma determinada área.

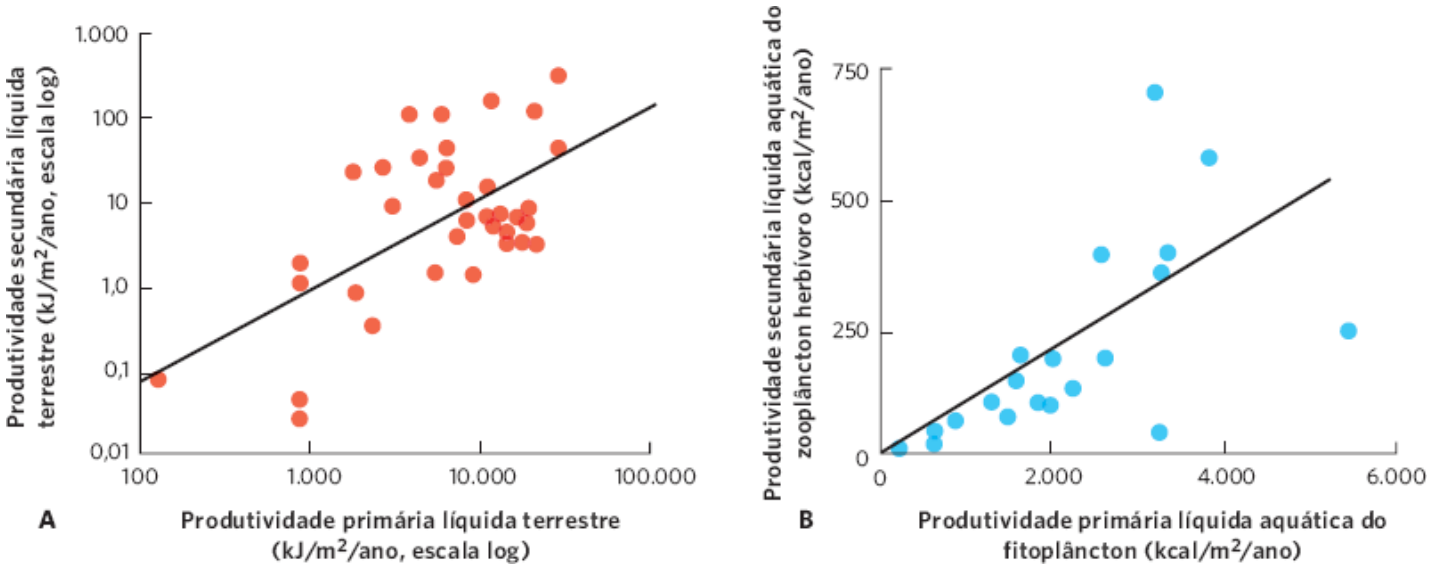


Figura 20.5 Produtividade secundária. A. Nos ecossistemas terrestres, um aumento na produtividade primária está positivamente correlacionado com um crescimento na produtividade secundária. B. Nos ecossistemas aquáticos, uma relação semelhante é encontrada entre a produtividade primária do fitoplâncton e a produtividade secundária do zooplâncton herbívoro que consome o fitoplâncton. (Dados de McNaughton S *et al.* Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*. 1989; 341:142-4; Brylinsky M, Mann KH. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography*. 1973; 18:1-14.)

PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA NO MUNDO

Quando olhamos para os padrões de PPL em volta do mundo na Figura 20.6, vemos que a produtividade primária líquida varia com a latitude. Os ecossistemas terrestres mais produtivos ocorrem nos trópicos, e a produtividade declina à medida que nos movemos para as regiões temperadas e polares. Os ecossistemas oceânicos mais produtivos são encontrados ao longo das costas, enquanto a produtividade primária é baixa no oceano aberto.

Podemos também considerar as diferenças na PPL entre os diferentes ecossistemas que existem nos continentes ou nos oceanos. Essas categorias de ecossistema coincidem amplamente com os biomas descritos no Capítulo 6. A Figura 20.7 mostra que as florestas úmidas tropicais são os ecossistemas terrestres mais produtivos. Os ecossistemas menos produtivos incluem aqueles que são muito frios, como a tundra, e aqueles muito secos, como os desertos. Entre os ecossistemas de água doce, os lagos e riachos, em média, estão no extremo baixo de PPL, embora a PPL possa variar fortemente nesses sistemas. Por outro lado, os ecossistemas marinhos apresentam um amplo intervalo de variação de produtividade, alternando da alta produtividade nos recifes de coral e alagados salobros até a baixa produtividade no oceano aberto. Muitos fatores abióticos são responsáveis por esses padrões de produtividade.

DETERMINANTES DA PRODUTIVIDADE NOS ECOSSISTEMAS TERRESTRES

Como exposto em nossa discussão sobre os biomas terrestres no Capítulo 6, as formas de plantas dominantes são determinadas pelos padrões de temperatura e precipitação anuais. Analogamente, a temperatura e a precipitação são os grandes determinantes da PPL. Os ecossistemas terrestres mais produtivos ocorrem nas áreas tropicais, porque aqueles locais têm luz solar mais intensa, temperaturas mornas durante todo o ano, quantidades grandes de precipitação e nutrientes rapidamente reciclados que sustentam o crescimento. Em latitudes mais altas, como nas regiões temperadas e polares, a produtividade é muito menor devido aos períodos mais curtos de luz do Sol e temperaturas mais baixas durante o inverno. Nos desertos que ocorrem nas latitudes de 30°N e 30°S, a produtividade é principalmente restringida pela falta de precipitação.

Um meio de examinar os efeitos da temperatura e da precipitação sobre a PPL é procurar em um grande número de estudos que mediram a PPL em diferentes partes do mundo. Por exemplo, a Figura 20.8 mostra os resultados de estudos de 96 locais. Na Figura 20.8A, é possível ver que um aumento na temperatura média anual está correlacionado positivamente com um aumento na PPL. Isso reflete o fato de que latitudes mais baixas com temperaturas mais quentes favorecem o crescimento das plantas e têm uma estação de crescimento mais longa. Na Figura 20.8B, pode-se notar que um aumento na precipitação anual média apresenta uma correlação positiva com a PPL até que 300 mm de precipitação anual sejam obtidos. Os ecossistemas que recebem 300 mm ou mais de precipitação sofrem um declínio na PPL, porque nutrientes são lixiviados do solo, e as taxas de decomposição são reduzidas devido aos solos encharcados. Quando a matéria orgânica é decomposta mais lentamente, poucos nutrientes estão disponíveis para a produtividade primária. Em resumo, embora a temperatura e a precipitação sejam os principais determinantes na PPL nos ecossistemas terrestres, elas também influenciam a disponibilidade de nutrientes em modos que afetam a PPL.

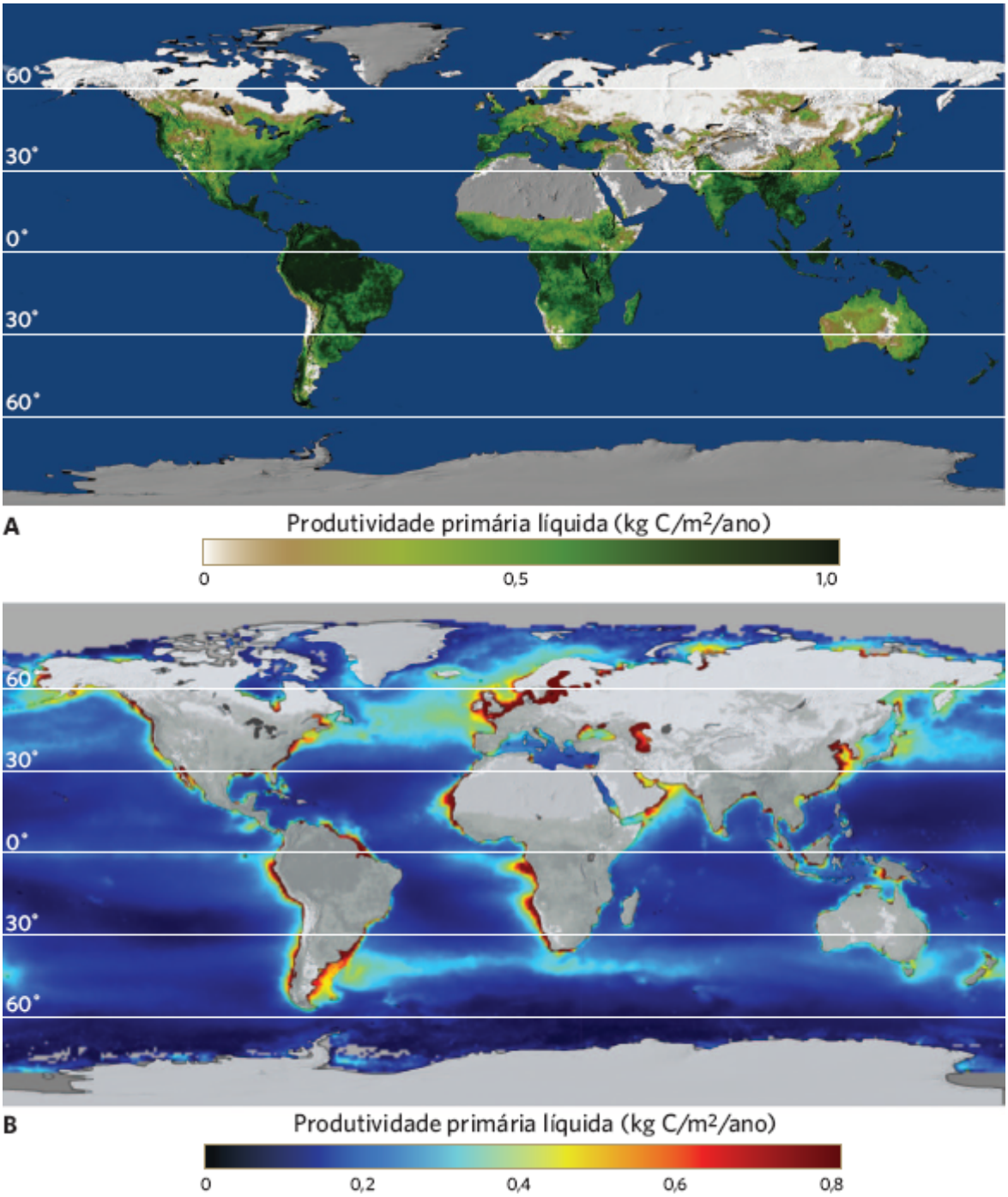


Figura 20.6 Padrões globais de produtividade primária líquida. **A.** Entre os ecossistemas terrestres, a produtividade mais alta ocorre nos trópicos, que experimentam temperaturas mornas durante todo o ano e têm chuvas abundantes. **B.** Os ecossistemas aquáticos mais produtivos incluem as águas rasas próximo às bordas dos continentes e das grandes ilhas. (Dados de http://eoimages.gsfc.nasa.gov/images/news/NasaNews/ReleaseImages/20030917/Image1m.jpg e http://geo.arc.nasa.gov/sge/ecocast/publications/press/globalgarden/earth_observatory_2.htm)

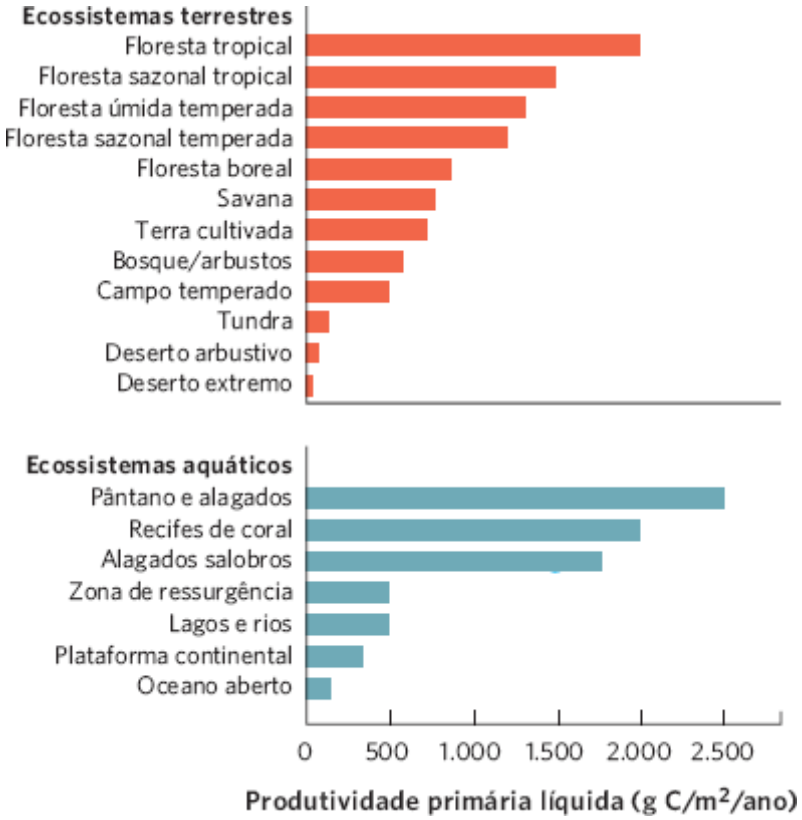


Figura 20.7 Produtividade primária líquida de diferentes ecossistemas por todo o mundo. Entre os ecossistemas terrestres, as florestas tropicais são os mais produtivos, enquanto os desertos são os menos produtivos. Entre os ecossistemas aquáticos, os pântanos, os alagados e os recifes de coral são os mais produtivos, enquanto o oceano aberto é o menos produtivo. (Dados de Whittaker RH, Likens GE. Primary production: the biosphere and man. *Human Ecology*. 1973; 1:357-69.)

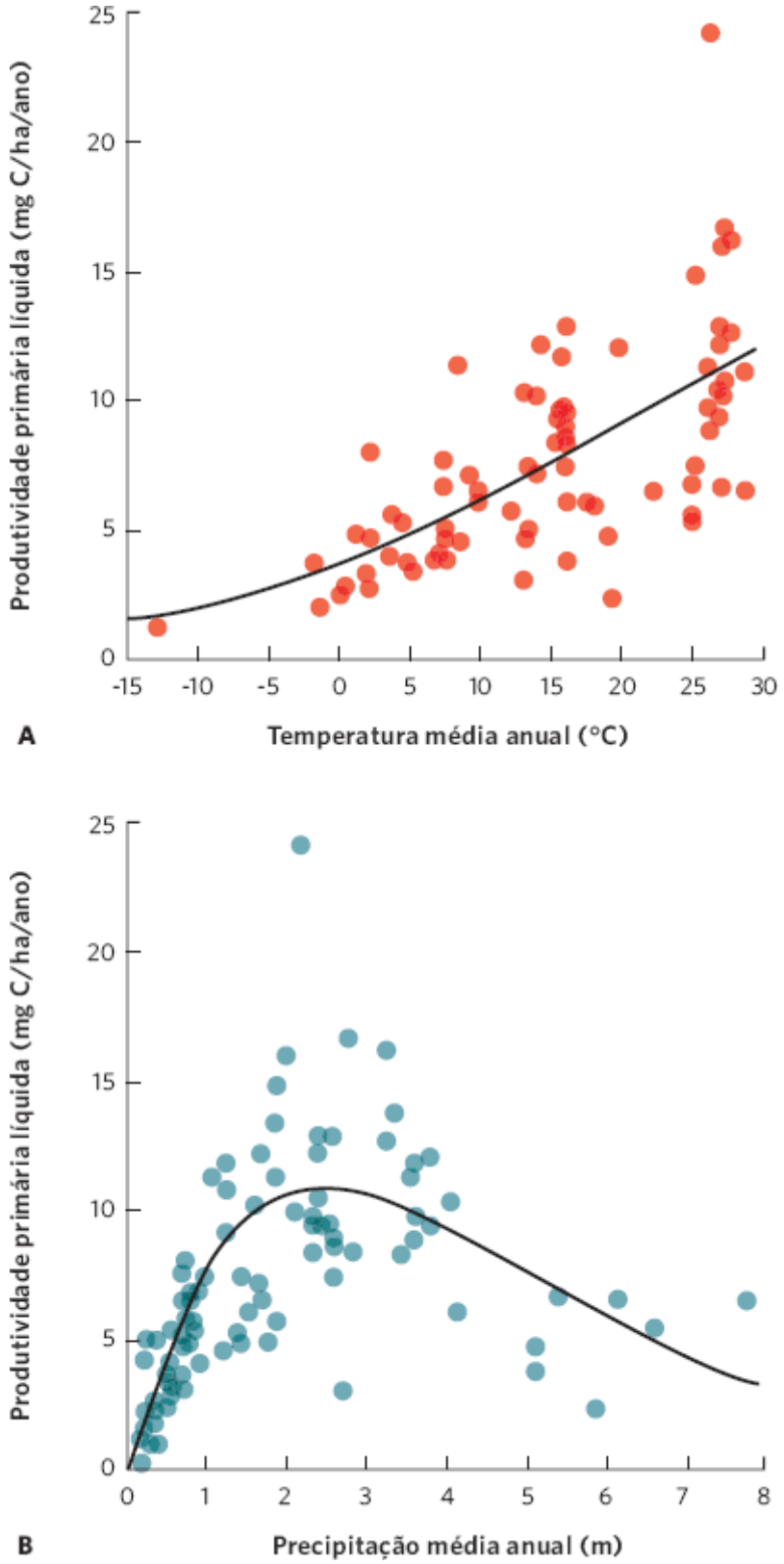


Figura 20.8 Efeitos da temperatura e da precipitação na produtividade primária líquida de ecossistemas terrestres. **A.** Lugares da Terra que têm temperaturas médias anuais mais altas dispõem de maior PPL. **B.** Lugares que apresentam maior precipitação média anual têm maior PPL, mas, nos lugares com quantidades máximas de precipitação, maior lixiviamento e decomposição reduzida da matéria orgânica fazem com que a PPL diminua. (Dados de Schuur EAG. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*. 2003; 84:1165-70.)

Determinado que os nutrientes afetam a PPL nos ecossistemas terrestres, quais nutrientes são mais importantes? Por décadas, os ecólogos acreditavam que o nitrogênio fosse o elemento primordial que restringia a PPL nos ecossistemas terrestres. Contudo, os ecólogos começaram a descobrir que alguns ecossistemas terrestres são também limitados pelo fósforo ou uma combinação de nitrogênio e de fósforo. Para obter uma visão mais precisa de se o nitrogênio ou o fósforo limitam a PPL, pesquisadores compilaram dados, em 2007, de 141 experimentos terrestres separados que haviam manipulado nitrogênio, fósforo, ou ambos. Para cada experimento, eles determinaram a taxa de PPL nos tratamentos com nutrientes adicionados comparada com a área de controle de PPL, que não havia recebido quaisquer nutrientes. Com uma razão de resposta para cada estudo, os pesquisadores puderam, então, classificar a razão de resposta média para todos os

estudos em três categorias de ecossistemas terrestres: campos, florestas/arbustos e tundra. Como consta na Figura 20.9, todas as três categorias de ecossistemas terrestres sofrem aumentos na PPL com a adição de nitrogênio ou fósforo. Nos campos e na tundra, adicionar simultaneamente nitrogênio e fósforo causou um aumento maior na PPL do que um ou outro isoladamente. Desses dados, podemos ver que o nitrogênio e fósforo são ambos nutrientes importantes que restringem a PPL.

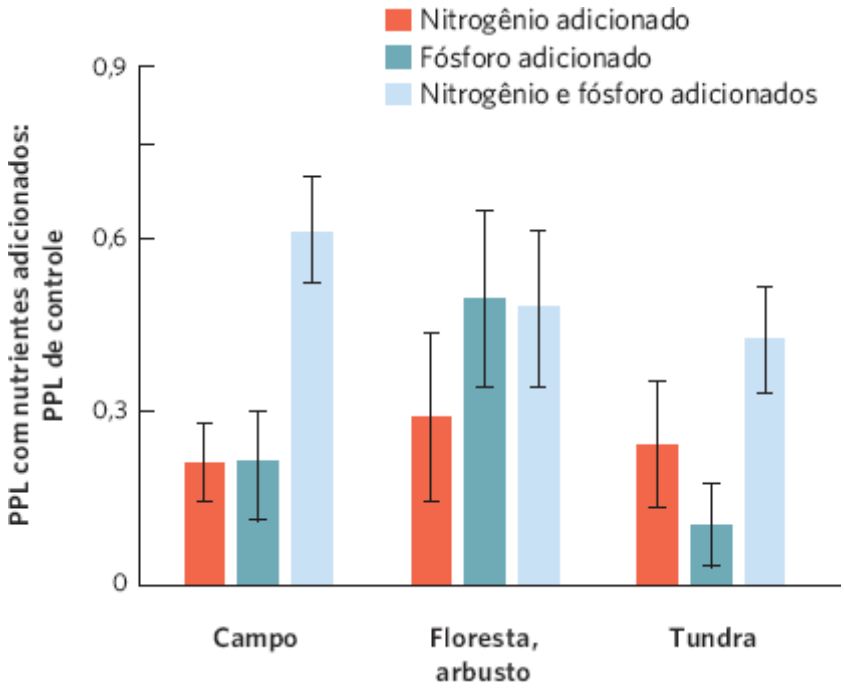


Figura 20.9 Acréscimos na produtividade primária líquida quando nutrientes são adicionados a ecossistemas terrestres. Com base em 141 experimentos conduzidos por todo o mundo, pesquisadores examinaram quanto da PPL responde a diferentes acréscimos de nutrientes. Para quantificar a variação na PPL, eles determinaram a razão da PPL nos tratamentos com nutrientes adicionados comparados com a PPL no controle, que não teve nenhum nutriente adicionado. A adição de nitrogênio e fósforo aumentou a PPL de ecossistema de campo, floresta, arbustos e tundra. Quando ambos os nutrientes foram adicionados, a razão de resposta da PPL foi, em geral, maior do que na ocasião na qual cada um foi adicionado separadamente. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Elser JJ *et al.* Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*. 2007; 10:1135-42.)

DETERMINANTES DA PRODUTIVIDADE NOS ECOSSISTEMAS AQUÁTICOS

Vimos que os ecossistemas terrestres são principalmente restringidos pela temperatura, precipitação e nutrientes. Além desses fatores, os ecossistemas aquáticos são também limitados pela luz, porque a transmissão da luz para baixo pela água é exigida para fotossíntese. De fato, luz abundante é uma razão pela qual os recifes de coral, que existem em águas rasas tropicais, são ecossistemas tão produtivos. Contudo, nos ecossistemas aquáticos com temperaturas e níveis de iluminação semelhantes, o determinante mais importante da PPL é a quantidade de nutrientes.

A regra limitante de nutrientes pode ser vista em diversos ecossistemas aquáticos. Por exemplo, no oceano aberto, os restos de animais mortos afundam e decompõem-se, liberando nutrientes. Como essa regeneração de nutrientes está muito abaixo da superfície dos oceanos, a superfície dos oceanos abertos sofre de uma baixa PPL. Pequenos riachos são também tipicamente pobres em nutrientes e experimentam uma PPL baixa. Além disso, se os pequenos riachos estiverem em uma floresta, eles recebem pouca luz do Sol por causa da sombra das árvores, e isso reduz sua produtividade. Como discutimos no Capítulo 6, uma grande fração da energia e de nutrientes que existem em pequenos riachos entram na corrente na forma de entradas alóctones, como as folhas mortas que caem do ambiente terrestre circundante. Por outro lado, os estuários e os recifes de coral recebem nutrientes abundantes, na forma de escoamento superficial dos rios e terras adjacentes, o que possibilita a eles terem uma produtividade primária muito alta. Entre todos os ecossistemas aquáticos, a PPL é restringida mais comumente pela disponibilidade de fósforo e nitrogênio, embora o silício e o ferro possam ser limitantes em algumas áreas do oceano aberto.

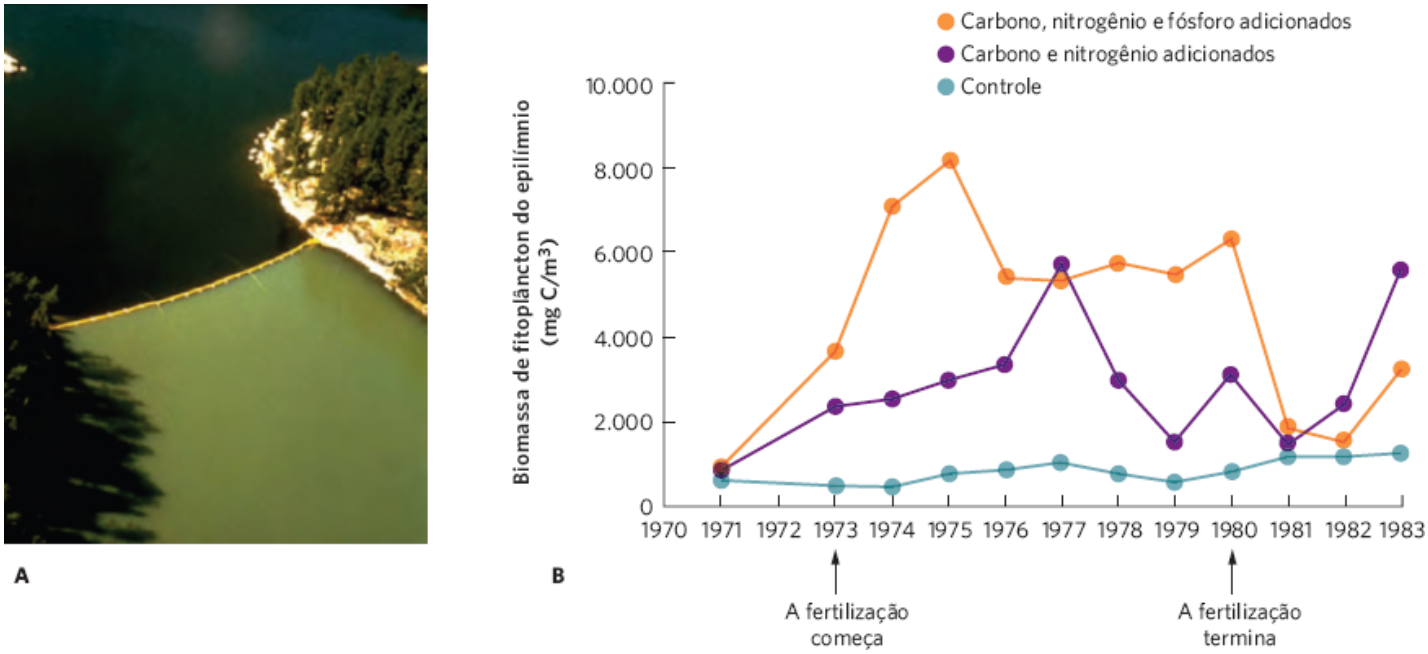


Figura 20.10 Adicionando fósforo à metade de um lago. A. Os pesquisadores dividiram um lago canadense pela metade e, então, adicionaram carbono e nitrogênio em um lado, e carbono, nitrogênio e fósforo, no outro. **B.** Comparado com um lago de referência que não recebeu qualquer adição de nutrientes, o lado que recebeu adições de carbono e nitrogênio, de 1973 a 1980, experimentou um aumento modesto na PPL, como medido pela biomassa do fitoplâncton no epilímnio. A parte do lago que recebeu adições de carbono, nitrogênio e fósforo sofreu um grande aumento na PPL. Quando a adição de fósforo foi interrompida em 1980, a PPL no lado fertilizado do lago declinou até os níveis semelhantes aos do controle. (Dados de Findlay DL, Kasian SEM. Phytoplankton community responses to nutrient addition in Lake 226, Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1987; 44(suppl. I):35-46. Fotografia por cortesia de David Schindler W, a partir de *Science*. 1974; 184:897-9.)

Limitação por fósforo e nitrogênio

Por muitos anos, a sabedoria convencional era de que o fósforo fosse o nutriente mais importante que limitava a PPL dos ecossistemas aquáticos. Por exemplo, em um experimento clássico, David Schindler *et al*. selecionaram um lago em forma de ampulheta em Ontário e colocaram uma cortina de plástico na parte estreita dele que o dividiu em duas metades (Figura 20.10A). Em um lado, os pesquisadores adicionaram carbono e nitrogênio, e, no outro, carbono, nitrogênio e fósforo. Essas adições continuaram de 1973 até 1980, enquanto pesquisadores monitoravam os dois lados do lago, bem como um segundo lago que tinha uma fertilização semelhante inicial ao lago dividido para servir como um controle. Na metade do lago que recebeu carbono e o nitrogênio, houve um aumento modesto na PPL comparado ao do lago controle, medida pelo crescimento das cianobactérias. Contudo, na metade do lago que recebeu de carbono, nitrogênio e fósforo, verificou-se um grande aumento na PPL, como mostrado na Figura 20.10B. Após os tratamentos terminarem em 1980, a PPL do lado do lago com fósforo adicionado rapidamente declinou. Esse experimento confirmou que os acréscimos humanos de fósforo em excesso – na forma de fertilizantes que escoam das fazendas e de diversos detergentes domésticos – podem ter um grande efeito na produtividade de ecossistemas aquáticos.

Para obter maior perspectiva de como o nitrogênio e o fósforo afetam os ecossistemas aquáticos, vamos revisitar as respostas médias da PPL dos experimentos conduzidos em todo o mundo. Como parte do mesmo estudo de 2007 discutido anteriormente, os pesquisadores compilaram dados de 928 experimentos que manipularam a adição de nitrogênio, fósforo, ou ambos em ecossistemas de água doce e marinhos. Entre os ecossistemas de água doce, conforme mostrado na Figura 20.11A, o nitrogênio e o fósforo juntos causaram um aumento na PPL, embora o fósforo tenha um efeito muito maior em ecossistemas bênticos de lagos do que o nitrogênio. Entre os ecossistemas marinhos, mostrados na Figura 20.11B, as ações de nitrogênio e de fósforo tiveram efeitos semelhantes na PPL nos ecossistemas oceânicos com fundos macios, como os estuários constituídos de ervas marinhas e algas. Contudo, a adição de nitrogênio teve um efeito muito maior sobre PPL do que a de fósforo nos ecossistemas com fundos duros, como os recifes de coral e biomas rochosos de entremarés, e nas águas de oceanos abertos. Por todos os ecossistemas de água doce e marinhos, adicionar nitrogênio e fósforo juntos geralmente causou uma resposta na PPL muito maior do que acrescentar cada um deles separadamente. Os resultados dessa pesquisa sugerem que a disponibilidade de nitrogênio e fósforo pode restringir a PPL dos ecossistemas aquáticos, bem como a dos terrestres.

Limitação por silício e ferro no oceano

Embora a produtividade primária dos ecossistemas aquáticos seja normalmente limitada pela disponibilidade de nitrogênio e fósforo, ela permanece baixa em cerca de 20% das águas do oceano aberto, porque, nelas, o nitrogênio e o fósforo são

abundantes. Isso sugere que a produtividade nessas áreas esteja limitada por outros nutrientes incomumente escassos, como o silício e o ferro.

O silício é a matéria-prima para as conchas de silicato das diatomáceas (ver a Figura 2.5), que constituem a maior parte do fitoplâncton em algumas regiões dos oceanos. O silício é perdido das águas superficiais quando as diatomáceas morrem e suas conchas densas descem para o fundo do oceano. Por exemplo, a área a oeste do sul da América do Sul, entre as latitudes de 40°S e 50°S, parece ter muito pouco silício, provavelmente porque este, contendo partículas, cai abaixo da zona fótica mais rapidamente do que o nitrogênio e o fósforo nessa faixa do sul do Oceano Pacífico.

O ferro é um componente importante em muitas vias metabólicas, mas é perdido da superfície do oceano quando se combina com o fósforo e precipita-se. Os rios servem como uma fonte de ferro, o que explica por que baixas concentrações de ferro parecem ocorrer nas regiões do oceano distantes dos continentes. Nessas áreas, as únicas entradas de ferro ocorrem na forma de rajadas de vento.

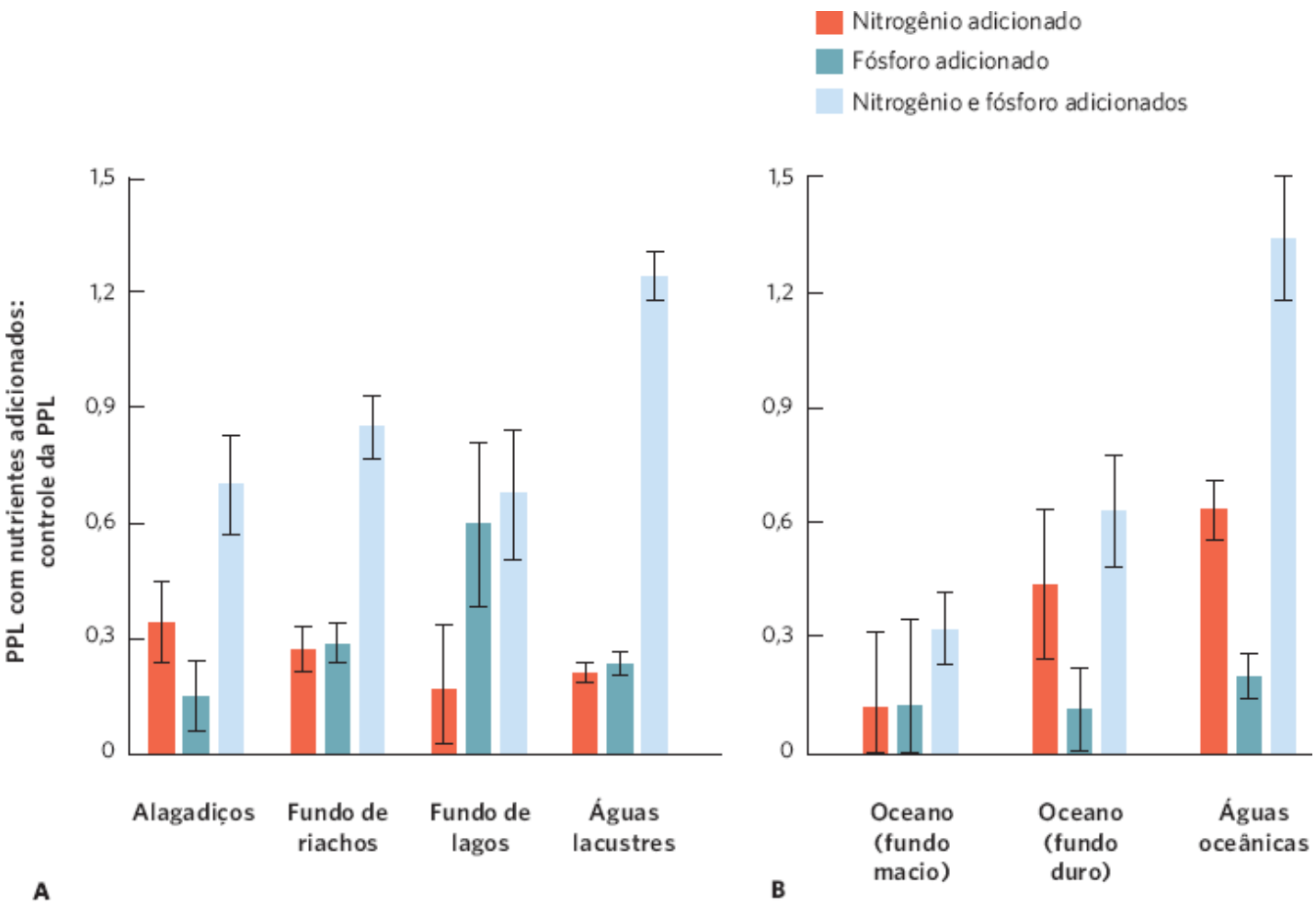


Figura 20.11 Acréscimos na produtividade primária líquida quando nutrientes são adicionados a ecossistemas aquáticos. Usando dados de 928 experimentos conduzidos por todo o mundo, pesquisadores determinaram quanto da PPL responde a diferentes adições de nutrientes. A PPL foi examinada como uma razão entre a produtividade quando os nutrientes foram adicionados e um tratamento controle, o qual estaria sem a adição de nutrientes. Em **A.** água doce e **B.** ecossistemas marinhos, adicionar nitrogênio ou fósforo causou um aumento na PPL, embora o nitrogênio tivesse um efeito maior do que o fósforo nos ecossistemas de fundo de oceano e ecossistemas de águas oceânicas. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Elser JJ *et al.* Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*. 2007; 10:1135-42.)

Se o ferro limita o crescimento do fitoplâncton no oceano, então, adicionar ferro deveria agir como um fertilizante e, assim, causar grandes aumentos na produtividade primária. Em 1993, cientistas conduziram um grande experimento no qual adicionaram 450 kg de ferro – aproximadamente a quantidade em um automóvel – em aproximadamente 64 km^2 de oceano, ao largo da costa oeste da América do Sul. O tratamento causou um aumento de 100 vezes na concentração de ferro e, dentro de poucos dias, a concentração do fitoplâncton triplicou. Embora esse aumento no fitoplâncton tenha tido uma curta duração, o experimento confirmou que a ausência de ferro limitava os produtores nessa área do oceano. Em experimentos subsequentes conduzidos ao largo da costa da Antártida, pesquisadores observaram aumentos semelhantes na produtividade (Figura 20.12).

Fertilizar o oceano com ferro tem implicações para além da confirmação de que o ferro é o nutriente limitante nessas áreas. Se a produtividade primária no oceano pode ser aumentada, isso tem potencial para derrubar a quantidade de CO_2 na água. Como o CO_2 é trocado entre a água e o ar, reduzir o CO_2 na água subsequentemente diminuiria a quantidade de CO_2 na atmosfera. Como o CO_2 é um gás de estufa, alguns cientistas criaram a hipótese de que fertilizar os oceanos com ferro poderia ser uma maneira de contra-atacar o aquecimento global.

Embora adicionar ferro tenha aumentado a produção primária, em alguns casos, o grande aumento no fitoplâncton causou em seguida um grande aumento nas populações de zooplâncton que consomem esse fitoplâncton. Quando isso aconteceu, o zooplâncton produzido provocou um aumento na quantidade de CO_2, devido ao aumento na respiração, desse modo, contrabalançando os efeitos benéficos do fitoplâncton. Em 2004, pesquisadores conduziram experimentos que monitoraram a quantidade de carbono que precipitava da coluna de água durante as adições de ferro, e descobriram que havia um pequeno aumento na quantidade de carbono exportado. A despeito desses resultados um tanto promissores, os efeitos em longo prazo de enriquecimento de ferro no CO_2 permanecem incertos, assim como se a aplicação em larga escala de ferro no oceano pode ter potenciais efeitos adversos sobre o ecossistema oceânico.

O movimento da energia depende da eficiência de seu fluxo

Como discutimos, os organismos em cada nível trófico devem obter energia, assimilar uma fração da energia obtida e, então, usar parte dela para a respiração. O que sobra alimentará o crescimento e a reprodução. Em cada passo, organismos diferentes variam na eficiência com a qual obtêm e retêm energia. Essas eficiências, combinadas com as interações tróficas que afetam a abundância de outros níveis tróficos, influenciam a quantidade de energia e biomassa suportada em um determinado nível trófico. Esses fatores afetam também como muitos níveis tróficos podem coexistir em um ecossistema. Nesta seção, exploraremos padrões nas quantidades de energia e biomassa existentes nos diferentes níveis tróficos. Consequentemente, examinaremos as várias eficiências de transferência de energia em grupos tróficos e como essas diferenças afetam o número de níveis tróficos encontrados em um ecossistema.

PIRÂMIDES TRÓFICAS

Uma maneira útil de pensar sobre a distribuição de energia ou biomassa entre os grupos tróficos em um ecossistema é desenhando uma **pirâmide trófica**, que consiste em um gráfico composto de retângulos empilhados representando a quantidade relativa de energia ou biomassa em cada grupo trófico. A primeira pessoa a considerar o fluxo de energia entre os níveis tróficos foi Raymond Lindeman, um ecólogo que fez sua dissertação de doutorado sobre o lago Cedar Bog, em Minnesota, durante a década de 1930. À medida que Lindeman coletava dados sobre a energia e biomassa produzida por níveis tróficos diferentes no lago, concluiu que a energia deve ser perdida enquanto se move de um nível trófico para o seguinte. Ele demonstrou que esse era o caso quando criou uma pirâmide trófica que mostrava a porcentagem da energia total existente em cada nível trófico, conhecida como uma **pirâmide de energia**. Como se pode ver na Figura 20.13, cada nível trófico no lago continha menos energia do que o nível trófico exatamente abaixo dele.

Pirâmide trófica Gráfico composto de retângulos empilhados representando a quantidade de energia ou biomassa em cada grupo trófico.

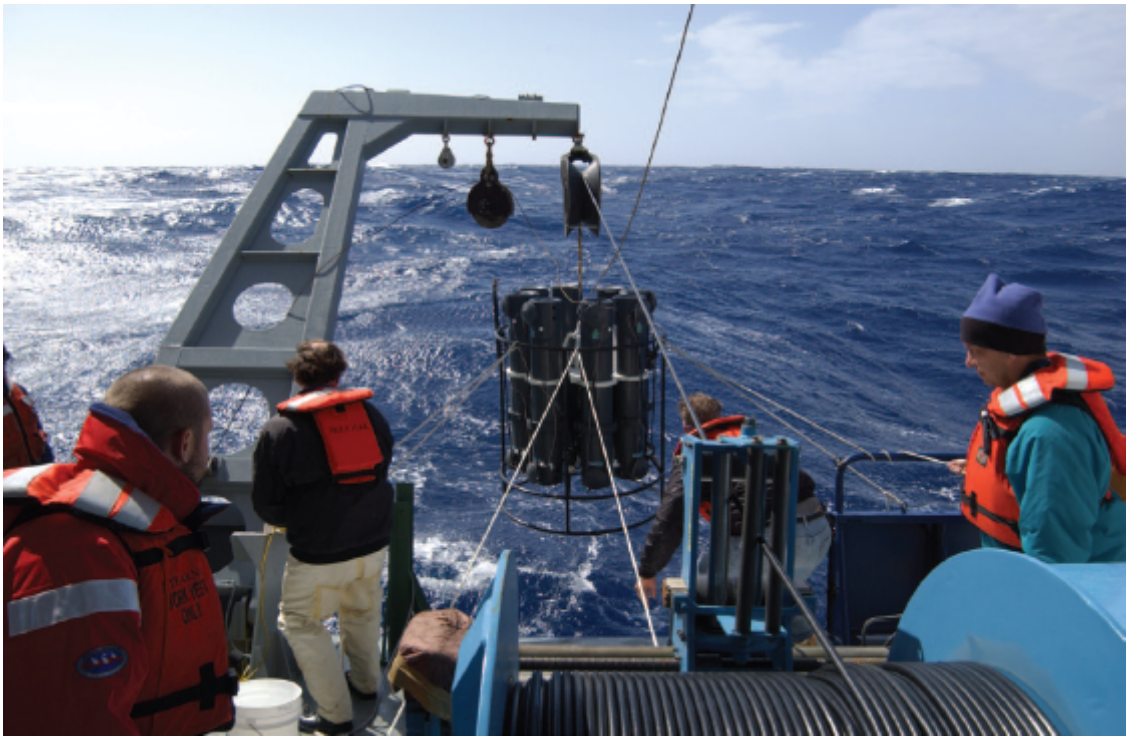


Figura 20.12 Fertilização dos oceanos. No oceano do sul próximo à Antártida, pesquisadores imergem equipamento de amostradores de água para medir os efeitos da adição de ferro nas águas de superfície. (Fotografia ©2002 Kenneth Coale.)

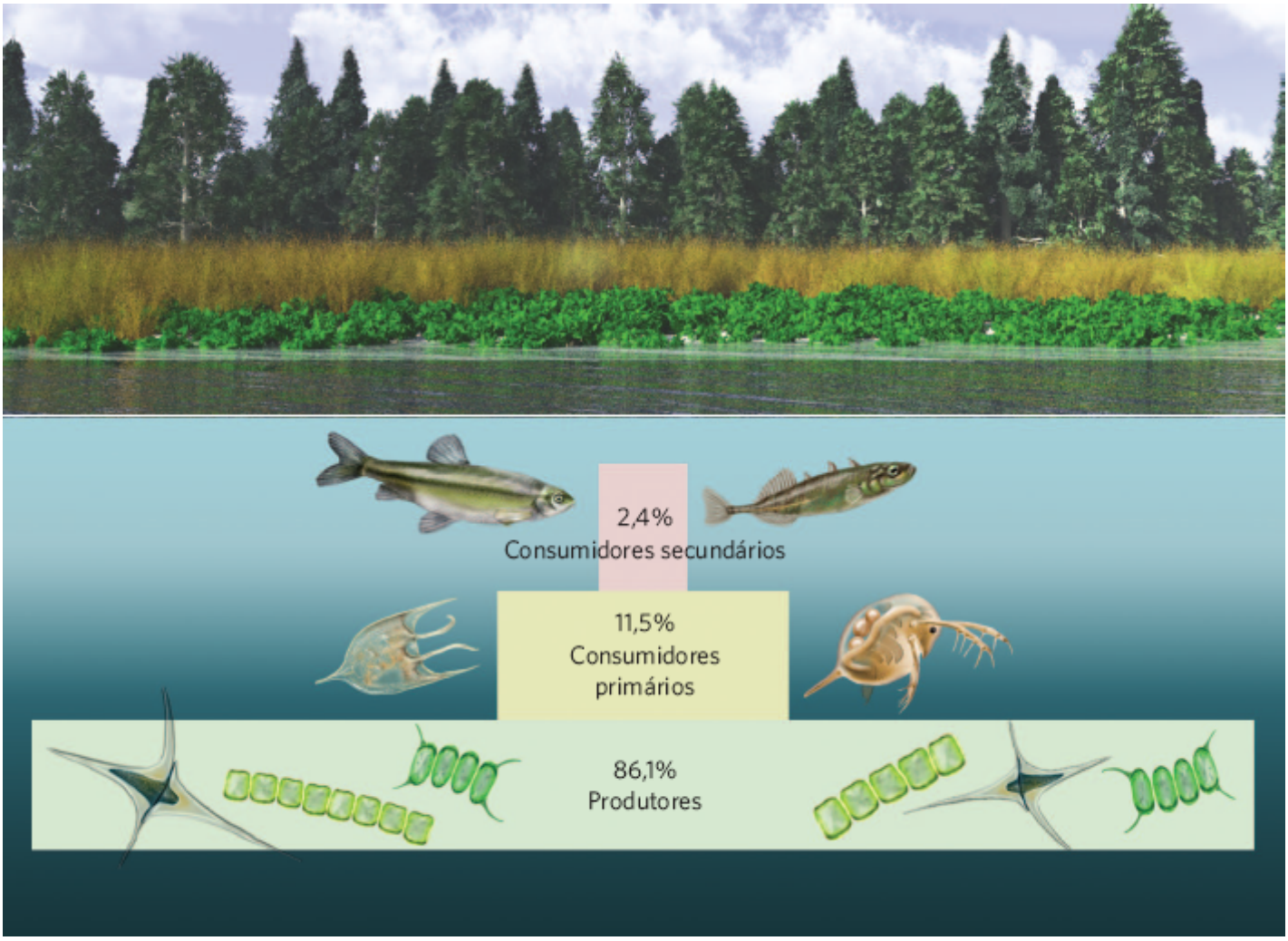


Figura 20.13 Pirâmide de energia do lago Cedar Bog. A maior parte da energia assimilada nesse ecossistema lacustre é encontrada nos produtores como algas. Uma vez que a energia é perdida enquanto é convertida de um nível trófico para o seguinte, consideravelmente menos energia é encontrada nos consumidores primários como o zooplâncton e secundários como os peixes. (Dados de Lindeman RL, The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*. 1942; 23:399-417.)

As pirâmides de energia são somente um modo de representar a distribuição de organismos em um ecossistema. Podemos também criar uma pirâmide trófica que representa o *standing crop* de organismos presentes em grupos tróficos

diferentes, a qual é conhecida como uma **pirâmide de biomassa**. Nos ecossistemas terrestres, a distribuição de biomassa entre os níveis tróficos é bastante parecida com a pirâmide de energia. Como a Figura 20.14A mostra, a maior quantidade de biomassa ocorre nos produtores, com menos biomassa nos consumidores primários e secundários. Por exemplo, considere a biomassa em um ecossistema de floresta. A maior parte da biomassa ocorre nos produtores, que incluem as árvores, arbustos e flores silvestres. Há consideravelmente menos biomassa nos consumidores primários, os quais abrangem aves herbívoras, mamíferos e insetos. Existe ainda menos biomassa nos consumidores secundários, que inclui gaviões, corujas e mamíferos carnívoros. Um cenário semelhante é encontrado no ecossistema de campo da África. Toda a gramínea na África empilhada junta cobriria um monte com todos os gafanhotos, gazelas, zebras, gnus e outros animais que comem as gramíneas. Aquele monte de herbívoros cobriria o relativamente pequeno monte de todos os leões, hienas e outros carnívoros que se alimentam deles.

Nos ecossistemas aquáticos, a pirâmide de biomassa tem uma forma muito diferente. Nesses ecossistemas, os grandes produtores são os fitoplânctons, as pequeninas algas que flutuam ou nadam pela água. Diferentemente das árvores e dos arbustos, as algas têm vidas curtas com rápida reprodução e são consumidas em grandes quantidades. Em consequência, embora a produtividade das algas seja muito maior do que a dos consumidores delas, o *standing crop* das algas é geralmente muito menor do que a dos seus consumidores. Isso cria uma pirâmide invertida, como ilustrado na Figura 20.14B.

Pirâmide de energia Pirâmide trófica que mostra a energia total existente em cada nível trófico.

Pirâmide de biomassa Pirâmide trófica que representa o *standing crop* de organismos presentes nos grupos tróficos diferentes.

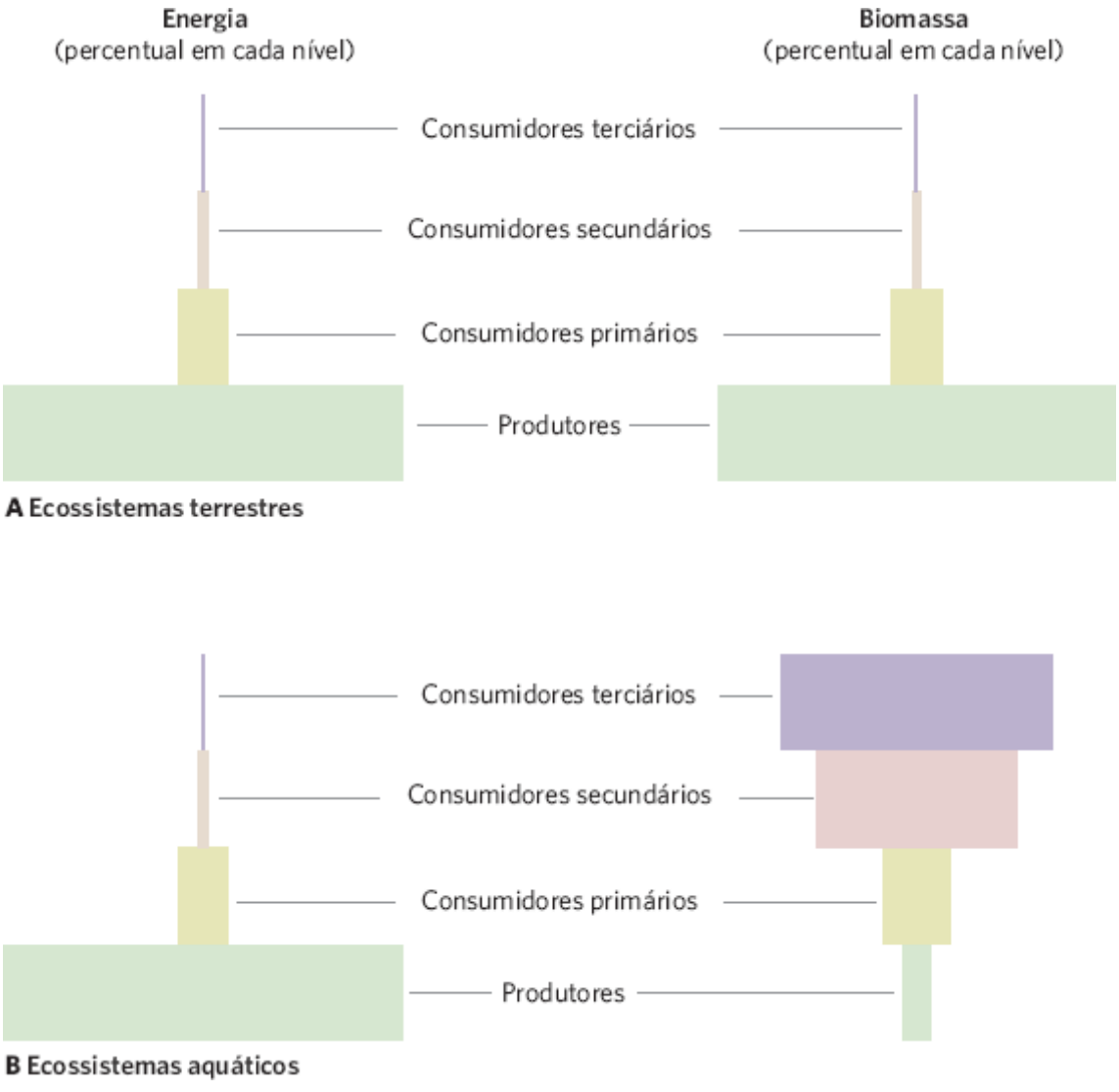


Figura 20.14 Pirâmides de energia e biomassa. **A.** Nos ecossistemas terrestres, as pirâmides de energia e biomassa têm formas semelhantes, porque a maior parte da energia e do *standing crop* encontra-se nos produtores. **B.** Nos ecossistemas aquáticos, a maior parcela da energia ainda é verificada nos produtores, mas esses produtores são principalmente pequeninas algas que não vivem muito tempo, porque são rapidamente consumidas pelos herbívoros. Esse consumo contínuo e rápido resulta em uma grande biomassa de consumidores nesses sistemas.

EFICIÊNCIAS DAS TRANSFERÊNCIAS DE ENERGIA

Como já discutimos, a quantidade de energia que se move de um nível trófico para o seguinte determina quanta energia ou biomassa pode existir em cada nível. A quantidade de energia transferida entre níveis tróficos adjacentes depende de vários passos que ocorrem dentro de cada nível trófico, e incluem consumo, assimilação e a produção. Para determinar a quantidade de energia transferida, precisamos de um modo para quantificar o movimento da energia em cada um desses passos. Quando consideramos a transferência de energia de um nível trófico para outro, podemos examinar a quantidade absoluta de energia que é transferida ou o percentual de energia disponível que é transferido, o que é uma medida da eficiência.

Eficiência de consumo

Voltando à Figura 20.4, vemos que o primeiro passo na transferência de energia de um nível trófico para outro é o consumo de energia do nível inferior. A parte da quantidade total de energia disponível no nível trófico inferior é consumida, e o resto é deixado para tornar-se matéria orgânica morta. O percentual de energia ou biomassa em um nível trófico que é consumido pelo próximo nível trófico superior é conhecido como a **eficiência de consumo**. A eficiência do consumo é calculada usando-se a seguinte equação:

$$\text{Eficiência de consumo} = \frac{\text{Energia consumida (J)}}{\text{Energia líquida de produção do próximo nível trófico inferior (J)}}$$

Por exemplo, os herbívoros devem consumir somente 1 J de energia por cada 10 J de energia disponíveis em um campo de flores silvestres, porque muitas das espécies de plantas contêm defesas contra os herbívoros. Nesse caso, a eficiência de consumo dos herbívoros seria de 10%. Nos ecossistemas contendo produtores com poucas defesas contra os herbívoros, a eficiência de consumo seria muito maior, de modo que mais energia entraria no nível trófico do consumidor.

Eficiência de consumo Percentual de energia ou biomassa em um nível trófico que é consumido pelo próximo nível trófico superior.

Eficiência de assimilação

Como já discutimos, a energia consumida é subsequentemente assimilada ou egestada. No caso das plantas, especialmente as terrestres, muitos componentes como a celulose e a lignina não são facilmente digeridos. Analogamente, as penas, os ossos, os exoesqueletos e os pelos dos animais também são custosamente digeríveis pelos predadores que os consomem. As corujas proporcionam um excelente exemplo disso. Todas as espécies de corujas são predadoras que normalmente se alimentam de pequenos mamíferos. Elas engolem a presa inteira, digerem-na e, então, regurgitam o pelo e os pequenos ossos na forma de bolos compactos (Figura 20.15).

O percentual da energia consumida e assimilada é conhecido como a **eficiência de assimilação**. Podemos calcular a eficiência de assimilação como segue:

$$\text{Eficiência de assimilação} = \frac{\text{Energia assimilada (J)}}{\text{Energia consumida (J)}}$$

A eficiência de assimilação varia muito entre os níveis tróficos. Por exemplo, os herbívoros que se alimentam de sementes, como muitas espécies de aves e roedores, têm eficiências de assimilação tão altas quanto 80%. Por outro lado, os herbívoros como os cavalos, que se alimentam de gramíneas e vegetação lenhosa, têm eficiências de assimilação de 30 a 40%. Os consumidores secundários, os quais são predadores dos herbívoros, tipicamente apresentam eficiências de assimilação altas, variando de 60 a 90%. Essas eficiências altas ocorrem porque os tecidos das presas são geralmente mais digeríveis do que os tecidos das plantas.

Eficiência de assimilação Percentual de energia consumida que é assimilada.

A

B

Figura 20.15 Energia não digerida. **A.** As corujas, como essa suindara (*Tyto alba*), consomem pequenos roedores, mas não digerem os pelos e os ossos. **B.** Em vez disso, as corujas regurgitam uma bola com esse material não digerível. Os consumidores que comem grandes quantidades de materiais indigeríveis têm baixas eficiências de assimilação. (Fotografias de (A) Frederic Desmetle/Biosphoto e (B) Philippe Clement/naturepl.com.)

Eficiência de produção líquida

Em última instância, queremos saber quanto da energia assimilada é convertida em crescimento e reprodução dos organismos em um determinado nível trófico. O percentual de energia assimilada usada para o crescimento e a reprodução é a **eficiência de produção líquida**. Esta é calculada usando a seguinte equação:

$$\text{Eficiência de produção líquida} = \frac{\text{Energia líquida de produção (J)}}{\text{Energia assimilada (J)}}$$

Colocado de outra maneira, a eficiência de produção líquida é o percentual da energia assimilada que permanece após a respiração. Para animais homotérmicos ativos, os quais devem gastar uma grande parte de sua energia para manter uma

temperatura corporal constante, movimentar-se e circular seu sangue e equilibrar seus sais, a eficiência de produção líquida pode ser tão baixa quanto 1%. Por outro lado, animais pecilotérmicos sedentários, particularmente as espécies aquáticas, canalizam 75% de sua energia assimilada para o crescimento e a reprodução.

Compreender a eficiência de produção líquida também tem aplicações práticas. Por exemplo, produtores de criações compreendem que se mantiverem seus animais enclausurados em altas densidades durante o inverno, os animais gastarão menos de sua energia assimilada na respiração para manter uma temperatura corporal constante. Se eles são mantidos aquecidos, os animais demandarão mais de sua energia assimilada para o crescimento, e uma criação com crescimento mais rápido resultará em um lucro maior para o produtor da criação.

Eficiência ecológica

Já compreendemos as três eficiências que ocorrem em cada nível trófico, então, podemos explorar a eficiência da transferência de energia entre níveis tróficos adjacentes. A **eficiência ecológica**, também conhecida como a **eficiência de cadeia alimentar**, é o percentual da produção líquida de um nível trófico comparado com o próximo nível trófico inferior.

$$\text{Eficiência ecológica} = \frac{\text{Energia líquida de produção do nível trófico (J)}}{\text{Energia líquida de produção do próximo nível trófico inferior}}$$

Quando consideramos todas as eficiências na cadeia de eventos, que começa com o consumo e termina com a produção líquida, podemos notar que cada uma representa uma função na determinação da eficiência ecológica entre os níveis tróficos. Para confirmar que isso é verdadeiro, pode-se multiplicar as eficiências em cada passo do processo para produzir a equação para a eficiência ecológica:

$$\text{Eficiência ecológica} = \text{Energia consumida (J)} \times \text{Eficiência assimilada} \times \text{Eficiência de produção líquida}$$

$$\text{Eficiência ecológica} = \frac{\text{Energia consumida (J)}}{\text{Energia líquida de produção do próximo nível trófico inferior (J)}} \times \frac{\text{Energia assimilada (J)}}{\text{Energia consumida (J)}} \times \frac{\text{Energia líquida de produção (J)}}{\text{Energia assimilada (J)}}$$

$$\text{Eficiência ecológica} = \frac{\text{Energia líquida de produção (J)}}{\text{Energia líquida de produção do próximo nível trófico inferior (J)}}$$

Como a energia é perdida em cada um desses passos, as eficiências ecológicas são tipicamente bastante baixas e variam de 5 a 20%. Determinado esse intervalo, os ecólogos frequentemente usam 10% como uma regra geral.

Uma eficiência ecológica de 10% entre níveis tróficos adjacentes significa que somente 10% da energia total encontrada no nível trófico do produtor serão verificados nos consumidores primários e apenas 1% estará nos consumidores secundários. Como se pode ver, uma eficiência ecológica de 10% torna difícil ter cadeias alimentares longas em um ecossistema, porque não há energia suficiente para sustentar níveis superiores adicionais. A única maneira de suportar níveis tróficos adicionais é aumentando a quantidade de energia absoluta que entra no nível do produtor, ou elevando as eficiências ecológicas com que ela é transportada entre os níveis tróficos adjacentes.

Uma eficiência ecológica de 10% também tem relevância para os humanos e para onde nos alimentamos ao longo da cadeia alimentar. Por exemplo, quando atuamos como um consumidor primário e comemos plantas, podemos assimilar 10% da energia disponível para as plantas. Contudo, quando atuamos como um consumidor secundário e consumimos herbívoros, assimilamos 1% da energia original que havia nas plantas. Em consequência, é esperado que uma dieta composta de mais plantas e menos carne aumente dramaticamente a quantidade de alimentos disponível para os humanos.

Eficiência ecológica e do número de níveis tróficos

Os ecossistemas aquáticos tipicamente têm mais níveis tróficos do que os terrestres, em parte por causa das diferenças nas eficiências ecológicas. Em ecossistemas terrestres, os produtores são compostos principalmente de plantas que variam em tamanho, desde flores silvestres até árvores. Em muitas dessas plantas, uma grande fração de tecido é dedicada a impedir os herbívoros de consumi-las. Outras plantas contêm uma proporção enorme de biomassa que os herbívoros não podem consumir, como a lenha de árvores. Em consequência, há uma eficiência de consumo baixa nos ecossistemas terrestres, de modo tal que uma grande fração da biomassa do produtor, em última instância, torna-se detrito. Em contraste, os ecossistemas aquáticos são compostos principalmente de algas unicelulares com poucas defesas e relativamente fáceis para os herbívoros digeri-las. Portanto, as algas proporcionam um consumo e eficiências de assimilação mais altas para seus herbívoros, o que leva a eficiências ecológicas mais altas. Essas eficiências ecológicas mais altas significam que uma fração maior de energia do ecossistema pode mover-se para cima pela cadeia alimentar e suportar níveis tróficos adicionais nos ecossistemas aquáticos em comparação com os terrestres.

Eficiência de produção líquida Percentual da energia assimilada usada para o crescimento e a reprodução.

Eficiência ecológica Percentual da produção líquida de um nível trófico comparado com o próximo nível trófico inferior. *Também conhecida como* **Eficiência da cadeia alimentar**.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Quantificação das eficiências tróficas

Para ajudar-nos a compreender como calcular as eficiências tróficas, podemos usar dados coletados de ecossistemas aquáticos e terrestres para estimar as eficiências de consumo, de assimilação, líquida de produção e ecológica:

ENERGIA	ECOSSISTEMA TERRESTRE	ECOSSISTEMA LACUSTRE	ECOSSISTEMA DE RIACHO
Produção líquida disponível no nível trófico inferior (J)	1.000	1.000	400
Energia consumida (J)	250	650	260
Energia assimilada (J)	120	450	100
Produção de energia líquida (J)	50	190	40

Podemos calcular essas eficiências usando os dados do ecossistema terrestre.

$$\text{Eficiência de consumo} = \frac{\text{Energia consumida (J)}}{\text{Energia líquida de produção do próximo nível trófico inferior (J)}}$$

$$\text{Eficiência de consumo} = \frac{250\ \text{J}}{1.000\ \text{J}} = 25\%$$

$$\text{Eficiência de assimilação} = \frac{\text{Energia assimilada (J)}}{\text{Energia consumida (J)}}$$

$$\text{Eficiência de assimilação} = \frac{120\ \text{J}}{250\ \text{J}} = 48\%$$

$$\text{Eficiência de produção líquida} = \frac{\text{Energia líquida de produção (J)}}{\text{Energia assimilada (J)}}$$

$$\text{Eficiência de produção líquida} = \frac{50\ \text{J}}{120\ \text{J}} = 42\%$$

$$\text{Eficiência ecológica} = \frac{\text{Energia líquida de produção do nível trófico (J)}}{\text{Energia líquida de produção do próximo nível trófico inferior}}$$

$$\text{Eficiência ecológica} = \frac{50\ \text{J}}{1.000\ \text{J}} = 5\%$$

EXERCÍCIO Use os dados para os ecossistemas de lago e de riacho para calcular as quatro eficiências diferentes para cada ecossistema.

Com base nestes cálculos, por que os dois ecossistemas aquáticos apresentam eficiências ecológicas mais altas do que o ecossistema terrestre? Quais eficiências fazem o ecossistema de riacho ter uma produção líquida de energia mais baixa do que o ecossistema do lago?

Além de ter eficiências ecológicas mais altas, os ecossistemas aquáticos também contêm herbívoros geralmente muito pequenos, como os pequeninos zooplânctons que consomem algas. Esses zooplânctons são consumidos por consumidores secundários, como as espécies de peixes pequenos. Estes são comidos por peixes médios, os quais servem de alimento para peixes grandes. Como os produtores são em sua maioria algas unicelulares e cada consumidor sucessivo é somente um pouco maior do que a dieta consumida, os ecossistemas aquáticos podem habitualmente conter cinco níveis tróficos.

Podemos confrontar isso com a situação que ocorre nos ecossistemas terrestres. Em ecossistemas terrestres, os produtores são relativamente grandes, variando em tamanho de flores silvestres até grandes árvores. Além disso, muitos dos grandes herbívoros, como os cervos e antílopes, são bastante grandes e podem ser consumidos somente por consumidores secundários de porte avantajado, como os lobos e os leões. Como os ecossistemas terrestres contêm muitos produtores e herbívoros grandes, eles apresentam menos probabilidade de ter um quarto e um quinto nível trófico. Em resumo, a eficiência ecológica baixa dos ecossistemas terrestres, combinada com o grande tamanho de muitos produtores e herbívoros, resulta em ecossistemas terrestres que normalmente contêm somente de três a quatro níveis tróficos.

TEMPOS DE RESIDÊNCIA

A eficiência ecológica revela-nos a proporção de energia que se move dos produtores para os níveis tróficos superiores. Também queremos examinar a taxa de transmissão de energia entre os níveis tróficos, que nos diz quanto tempo a energia permanece em um determinado nível trófico e, portanto, quanta energia pode acumular-se em um determinado nível. Podemos definir o período do tempo que a energia gasta em certo nível trófico como o **tempo de residência da energia**. O tempo de residência da energia está diretamente relacionado com a quantidade de energia existente em um determinado nível trófico; quanto maior o tempo de residência, maior a acumulação de energia naquele nível trófico. O tempo de residência médio da energia em um determinado nível trófico é igual à energia dos tecidos dos organismos dividido pela taxa na qual a energia é convertida em biomassa, ou produtividade líquida:

$$\text{Tempo de residência da energia (anos)} = \frac{\text{Energia presente no nível trófico (J/m}^2\text{)}}{\text{Produtividade líquida (J/m}^2\text{/ano)}}$$

Se nós substituirmos a biomassa pela energia nesta equação, podemos determinar o **tempo de residência da biomassa**, o qual consiste na extensão de tempo que a biomassa permanece em um determinado nível trófico.

$$\text{Tempo de residência da biomassa} = \frac{\text{Biomassa presente no nível trófico (kg/m}^2\text{)}}{\text{Produtividade líquida (kg/m}^2\text{/ano)}}$$

Por exemplo, as plantas nas florestas tropicais úmidas produzem matéria seca em uma taxa média de 1,8 kg/m^2/ano e tem uma biomassa viva média de 42 kg/m^2. Inserindo esses valores na equação precedente, ela fornece um tempo de residência da biomassa de 23 anos. Os tempos de residência médios para produtores primários variam de mais de 20 anos em ecossistemas de florestas, a menos de 20 dias em ecossistemas aquáticos baseados em fitoplâncton. Esse tempo de residência muito mais curto nos ecossistemas aquáticos é a razão pela qual esses ecossistemas frequentemente têm pirâmides de biomassa invertidas, como a exibida na Figura 20.14B; a biomassa produzida pelas algas é rapidamente consumida pelo zooplâncton.

Esses tempos de residência rastreiam o movimento da energia consumida de um nível trófico para outro pelos consumidores primários, secundários e terciários, mas essas estimativas não levam em conta o tempo de residência da matéria orgânica morta que é consumida pelos carniceiros, detritívoros e decompositores. Calculamos o tempo de residência na matéria orgânica morta usando outra forma da equação para tempo de residência da energia:

$$\text{Tempo de residência da matéria orgânica morta (anos)} = \frac{\text{Matéria orgânica morta presente no nível trófico (kg/m}^2\text{)}}{\text{Produtividade de matéria orgânica morta (kg/m}^2\text{/ano)}}$$

Por exemplo, o tempo de residência da serapilheira de folhas mortas é de 3 meses nos ecossistemas tropicais úmidos, de 1 a 2 anos em ecossistemas tropicais secos, de 4 a 16 anos em ecossistemas de floresta temperada no sudeste dos EUA, e mais de 100 anos em ecossistemas de montanhas temperadas e boreais. Como se pode ver da equação precedente, essas diferenças nos tempos de residência da serapilheira são uma função de quanta serapilheira cai a cada ano e quão rapidamente a decomposição pode ocorrer. Nas regiões tropicais de terras baixas, as temperaturas mornas e a umidade abundante possibilitam uma decomposição rápida da serapilheira, enquanto nas condições mais frias e secas dos ecossistemas temperados e boreais, um retardo na decomposição faz a serapilheira acumular-se.

ESTEQUIOMETRIA

Além de obter energia, os organismos devem também ter o equilíbrio correto de nutrientes para crescerem e reproduzirem-se. Idealmente, a taxa de nutrientes que um organismo precisa deve equivaler à taxa de nutrientes que consome, mas, às vezes, isso é um desafio. O estudo do equilíbrio de nutrientes nas interações ecológicas, como a entre um herbívoro e uma planta, é chamado **estequiometria ecológica**. Compreender a estequiometria ecológica é útil para explicar a variação nas eficiências ecológicas que acabamos de discutir.

O equilíbrio de nutrientes exigidos pelas diferentes espécies depende de suas biologias. Por exemplo, as diatomáceas têm altos requisitos de silício, porque elas produzem conchas vitrificadas para proteção (ver Figura 2.5). Por outro lado, os vertebrados exigem grandes quantidades de cálcio e fósforo para desenvolver seus ossos e suas escamas. As aves frugívoras e os mamíferos geralmente suplementam suas dietas com conchas de caracóis ou pedaços de calcário para assimilar quantidades suficientes de cálcio e fósforo. As taxas de crescimento e outros atributos da história de vida também podem influenciar a composição de nutrientes dos organismos. Por exemplo, se compararmos dois tipos de zooplâncton, encontraremos que os copépodos marinhos de crescimento lento (Figura 20.16A) têm razões de nitrogênio e fósforo tão altas quanto 50:1, enquanto as pulgas-d'água de crescimento rápido (Figura 20.16B) apresentam razões abaixo de 15:1. Tais pulgas-d'água têm uma razão menor porque devem manter altas concentrações de fósforo em seus tecidos para sintetizar as grandes quantidades de proteínas necessárias a um crescimento rápido.

Para compreender como a estequiometria afeta as eficiências da transferência de energia entre grupos tróficos adjacentes, considere novamente a pulga-d'água que tem tecidos contendo uma razão 15:1 de nitrogênio e de fósforo. Quando a razão de nutrientes ingeridos não equivale à razão de nutrientes necessários, os consumidores devem processar grandes quantidades de alimento para obter suficiente quantidade do nutriente mais limitante. Se a pulga-d'água consumiu algas que continham uma razão 30:1 de nitrogênio e fósforo, ela teria de consumir duas vezes mais algas para atender suas necessidades de fósforo. Além disso, quando ela consumiu algas com uma razão 30:1, precisaria excretar o nitrogênio em excesso. Nesse exemplo, a eficiência de assimilação da pulga-d'água, em termos de nitrogênio, declina e, portanto, a eficiência ecológica do nível trófico também. Como é possível ver, rastrear a estequiometria ecológica ajuda-nos a compreender por que pode haver uma eficiência ecológica baixa sempre que um produtor pobre em nutrientes é consumido

por um herbívoro que exige uma dieta rica em nutrientes. Em resumo, compreender a estequiometria ecológica possibilita-nos explicar a razão das eficiências ecológicas variarem entre os níveis tróficos.

Tempo de residência da energia Duração de tempo que a energia gasta em um determinado nível trófico.

Tempo de residência da biomassa Período de tempo que a biomassa permanece em um determinado nível trófico.

Estequiometria ecológica Estudo do equilíbrio de nutrientes nas interações ecológicas, como entre um herbívoro e uma planta.

A

B

Figura 20.16 Efeitos da taxa de crescimento na estequiometria. **A.** Os organismos de crescimento lento, como este copépodo marinho, têm tecidos com uma alta razão de nitrogênio para fósforo de aproximadamente 50:1. **B.** Os organismos de crescimento rápido, como esta pulga-d'água (*Daphnia magna*), exigem muito mais fósforo, com o qual elas possam produzir seus ácidos nucleicos. Em consequência, seus tecidos apresentam uma razão mais baixa do nitrogênio para fósforo, aproximadamente de 15:1. (Fotografias de (A) Image Quest Marine e (B) Laguna Design/Science Source.)

Neste capítulo, exploramos como a energia move-se pelos ecossistemas. Temos visto que esse processo começa com os produtores capturando energia do Sol e convertendo-a em biomassa do produtor. A taxa de produção primária influencia a taxa de produção para os níveis tróficos superiores. Vimos que a quantidade de produtividade primária difere entre os ecossistemas em todo o mundo por causa das variações na temperatura, precipitação, luz e nutrientes. A quantidade de

energia que passa pelos níveis tróficos dos ecossistemas depende da eficiência de cada passo na cadeia, com todos eles produzindo uma eficiência ecológica global entre os níveis tróficos adjacentes e diferentes tempos de residência da energia, da biomassa e da matéria orgânica morta.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

ALIMENTANDO UM OCEANO DE BALEIAS

Baleias jubarte. Os investigadores determinaram o número de baleias que vivem na costa oeste dos EUA, como esta baleia jubarte. Quando os números delas foram combinados com os dados na dieta de cada espécie e as eficiências ecológicas entre os níveis tróficos adjacentes, os pesquisadores estimaram que as baleias consomem cerca de 12% da PPL do oceano ao largo da costa oeste dos EUA. (Fotografia de Masa Ushioda/age fotostock.)

O oceano contém diversas espécies alimentando-se em diferentes níveis tróficos, e as baleias situam-se no, ou próximo ao, topo do nível trófico. Embora elas sejam um predador do topo, tem sido um desafio em longo prazo compreender o quanto da PPL é exigido para prover a energia que as populações de baleias precisam. Conhecer a demanda de PPL poderia revelar-nos o quanto de energia passa por esse nível trófico. Também nos possibilitaria estimar o quanto da PPL as baleias usaram antes de a caça comercial ter causado o declínio de muitas populações desses animais durante o último século. A redução na PPL consumida poderia potencialmente ser consumida por outras espécies no ecossistema.

Determinado que a maioria das baleias vive no oceano aberto, como começamos a estimar o percentual de PPL que elas consomem? Um grupo de pesquisadores decidiu acatar esse desafio começando com informações sobre as baleias e trabalhando para baixo até os produtores. Primeiro, eles estabeleceram-se em uma área de estudo específica: a região do oceano em uma distância de 550 km da costa oeste dos EUA. Em seguida, precisavam estimar quantas baleias viviam nessa área. Felizmente, transecções lineares haviam sido conduzidas nesta região do oceano por 15 anos, e essas transecções proporcionaram abundantes estimativas para 21 espécies de cetáceos, que incluíam os golfinhos, botos, cachalotes (*Physeter macrocephalus*) e baleias jubarte (*Megaptera novaeangliea*). Conhecendo a massa típica de uma baleia para cada espécie e quanta energia as baleias de diferentes tamanhos consomem, assumindo uma eficiência de assimilação de 80%, os pesquisadores puderam calcular a energia total consumida anualmente por cada espécie de baleia.

O próximo passo foi determinar a dieta de cada espécie. Cada espécie tem uma dieta única de presas, constituída de diferentes proporções de consumidores primários, como o *krill*, e consumidores secundários, como os peixes. Usando dados existentes sobre a dieta das baleias, os pesquisadores conheceram a proporção de consumidores primários e secundários que cada espécie de baleia consome. Eles então usaram a regra geral dos ecólogos de que cada nível trófico adjacente passa energia com uma eficiência de 10%. Com base nessa regra geral, eles puderam determinar o quanto da PPL era exigido para produzir as presas consumidas pelas baleias.

O passo final foi estabelecer o quanto da PPL estava disponível nessa região do oceano. Eles mediram a PPL usando satélites e as técnicas de sensoriamento remoto para detectar as concentrações de clorofila que discutimos anteriormente neste capítulo. Uma vez que a PPL foi quantificada, eles determinaram que as baleias consumiam cerca de 12% da PPL do oceano. Por comparação, isso é aproximadamente a metade da PPL exigida para sustentar as populações de peixes que são colhidas comercialmente.

O percentual de PPL atualmente usado por este grupo de mamíferos provavelmente aumentará dramaticamente nas décadas por vir. Por exemplo, durante a década de 1980 e início de 1990, muitos golfinhos foram mortos acidentalmente por operações de pesca comercial. Como essa fonte de mortalidade declinou nos últimos anos, antecipamos um aumento no número de alguns tipos de cetáceos, por exemplo, os golfinhos. Isso pode fazer com que uma proporção maior da PPL seja consumida. Além disso, em virtude de muitas das espécies grandes de baleias estarem hoje protegidas em todo o mundo, as populações estão crescendo. Os cientistas esperam que as populações de algumas das espécies maiores tripliquem ou quadrupliquem, o que resultará em um consumo até maior da PPL do ecossistema. Embora os pesquisadores não saibam ainda como esse grande aumento na biomassa dos predadores de topo afetará a distribuição de energia do oceano entre os níveis tróficos, tal aumento, sem dúvida, será investigado nas décadas por vir.

Fonte: Barlow J *et al*. Cetacean biomass, prey consumption, and primary production requirements in the California Current ecosystem. *Marine Biology Progress Series*. 2008; 371:285-95.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A produtividade primária proporciona energia ao ecossistema.** A produtividade primária é o processo de capturar a energia solar ou química de energia e convertê-la em ligações químicas pela fotossíntese ou quimiossíntese em um determinado período de tempo. Podemos distinguir entre a produtividade primária bruta, que é a quantidade total de energia assimilada, e a produtividade primária líquida, caracterizada pela energia assimilada convertida em biomassa do produtor. A produtividade primária líquida pode ser medida de diversas maneiras, incluindo medidas da biomassa das plantas, medida da assimilação de CO_2 e liberação nos ecossistemas terrestres, medidas da assimilação e liberação de O_2 nos sistemas aquáticos, além do uso de sensoriamento remoto. Por todos os ecossistemas, a quantidade de produtividade primária líquida tem uma relação positiva direta com a quantidade de produtividade secundária líquida.

■ **A produtividade primária líquida difere entre os ecossistemas.** A produtividade primária líquida difere bastante entre os ecossistemas em todo mundo. Nos ecossistemas terrestres, os grandes determinantes dessa produtividade englobam a temperatura, a precipitação, o nitrogênio e o fósforo. Nos ecossistemas aquáticos, os principais determinantes incluem a temperatura, a luz, o nitrogênio e o fósforo.

■ **O movimento da energia depende da eficiência de seu fluxo.** A energia dos ecossistemas existe em diferentes níveis tróficos e move-se entre esses níveis com eficiências diferentes. As pirâmides de energia mostram distribuições semelhantes entre os ecossistemas, com os produtores tendo a maior parte da energia e cada grupo trófico acima, menos energia. As pirâmides de biomassa apresentam uma tendência semelhante nos ecossistemas terrestres, mas são frequentemente invertidas nos ecossistemas aquáticos. Para compreender como a energia move-se entre os níveis tróficos, podemos calcular a eficiência do consumo, a eficiência da assimilação e a eficiência da produção líquida, todas elas podem ser multiplicadas para determinar a eficiência ecológica global de transferir energia entre grupos tróficos adjacentes. As eficiências podem ser afetadas pela estequiometria dos tecidos do consumidor em relação à dieta do consumidor, e pode afetar o número de conexões em uma cadeia alimentar do ecossistema. As eficiências são capazes também de influenciar o tempo de residência da energia e a biomassa nos ecossistemas.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que a eficiência da transferência de energia entre dois níveis tróficos geralmente é bastante baixa?

2. Como os ecólogos distinguem entre a produtividade primária bruta e a líquida?

3. Compare e confronte a medida da produtividade primária nos ecossistemas terrestre *versus* aquáticos.

4. Que fatores limitam a produtividade primária líquida dos ecossistemas terrestres?

5. Quais fatores limitam a produtividade primária líquida dos ecossistemas aquáticos?

6. Por que as eficiências de assimilação poderiam ser muito maiores para os herbívoros alimentando-se de sementes do que para os herbívoros consumindo folhas?

7. Por que os ecossistemas aquáticos e terrestres diferem em suas pirâmides de biomassa?

8. Como as mudanças na estequiometria afetam as eficiências de assimilação?

9. Por que os tempos de residência são muito maiores nos ecossistemas de floresta do que nos ecossistemas aquáticos baseados em fitoplâncton?

10. Como deveria a capacidade de suporte para os humanos na Terra mudar caso a população humana se alimentasse mais de produtos vegetais do que produtos animais?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | PPL VERSUS PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA TOTALDOS ECOSSISTEMAS

A Figura 20.2 mostra estimativas da PPL para vários ecossistemas no mundo. Contudo, esses dados somente nos dizem sobre a quantidade de produção primária por metro quadrado. Podemos também examinar a quantidade de produção primária em termos da quantidade total produzida em 1 ano entre os diferentes ecossistemas. Usando os dados de PPL e a área na tabela, calcule a produção total para cada ecossistema multiplicando a PPL e a área. Então, plote os valores de produção total utilizando um gráfico de barras.

Discuta como a PPL e a área dos diferentes ecossistemas afeta a produção total.

Fonte: dados de Whittaker RH, Likens GE. Primary production: the biosphere end man. *Human Ecology*. 1973; 57-369.

ECOSSISTEMAS TERRESTRES	PPL (g/m^2/ano)	ÁREA (10^6 km^2)	PRODUÇÃO TOTAL (10^{12} kg/ano)
Floresta úmida tropical	2.000	17,0	
Floresta sazonal tropical	1.500	7,5	
Floresta úmida temperada	1.300	5,0	
Floresta sazonal temperada	1.200	7,0	
Floresta boreal	800	12,0	
Savana	700	15,0	
Terra cultivada	650	14,0	
Bosque/arbusto	600	8,0	
Campo temperado	500	9,0	
Tundra	140	8,0	
Deserto arbustivo	70	18,0	
Ecossistemas aquáticos			
Pântano e alagados	2.500	2,0	
Recifes de coral	2.000	0,6	
Alagados salobros	1.800	1,4	
Zonas de ressurgência	500	0,4	
Lagos e rios	500	2,5	
Plataforma continental	360	26,6	
Oceano aberto	125	332,0	

[1]N.R.T.: Nas regiões temperadas, as estações de crescimento são bem definidas considerando que os invernos são muito rigorosos interrompendo grande parte dos processos.

CAPÍTULO 21

Movimento dos Elementos nos Ecossistemas

Efeitos de uma zona morta sobre as populações de peixes. Como as algas que florescem por fim morrerão, a decomposição consome praticamente todo o oxigênio da água. Esses peixes morreram de uma zona morta que ocorreu em Lake Trafford, na Flórida. (Fotografia de Steven David Miller/naturepl.com.)

Zonas Mortas

A cada verão, à medida que o rio Mississippi flui pelo Golfo do México, desenvolve-se uma área onde os animais não conseguem sobreviver. Embora os peixes, os lagostins e os caranguejos continuem abundantes em outras partes do Golfo, o *bloom* algal do verão nessa área a torna inabitável. Em muitos casos, as populações de algas que crescem rapidamente contêm pigmentos verdes que tornam a água verde. Quando as algas contêm pigmentos vermelhos, o *bloom* algal é chamado maré vermelha.

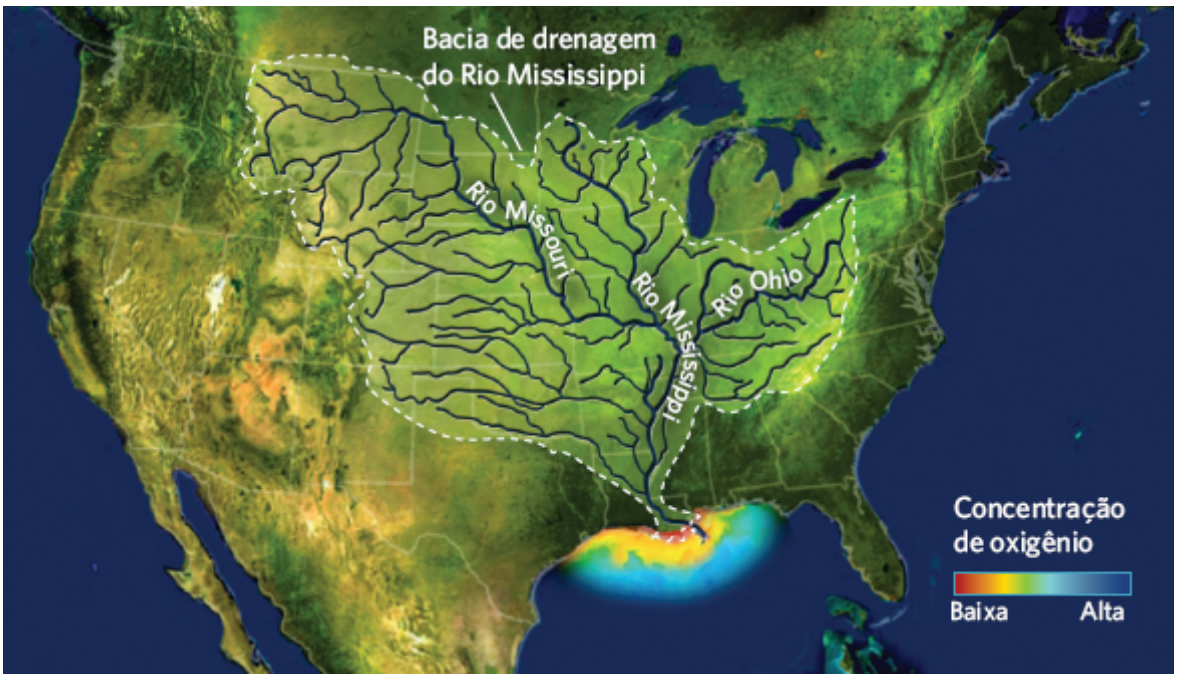
Os *blooms* algais podem ter efeitos diretos e indiretos sobre os organismos aquáticos. Um efeito direto ocorre quando as espécies de algas ou cianobactérias que florescem produzem toxinas. Em altas densidades algais, essas toxinas podem se acumular até concentrações que impedem a sobrevivência, o crescimento e a reprodução de outras espécies que vivem na área.

"A zona morta resultante no Golfo do México pode cobrir mais de 22.000 km^2 durante o verão – uma área do tamanho do estado de Nova Jersey".

Um efeito indireto dos *blooms* algais ocorre depois das algas – também conhecidas como fitoplâncton – florescerem e morrerem. Enquanto algas vivas produzem oxigênio durante a fotossíntese, o zooplâncton e as bactérias que consomem as enormes biomassas das algas mortas podem usar grandes quantidades de oxigênio, levando a uma dramática redução no oxigênio da água, fazendo com que muitos dos animais na água morram de falta de oxigênio. Os ecossistemas aquáticos que sofrem *blooms* algais e as maciças mortes de animais são chamados de zonas mortas.

O que causa os grandes *blooms* algais? Pesquisadores descobriram que muitos rios carregam grandes quantidades de nutrientes como nitrogênio e fósforo, que se originam de fertilizantes e escoam de campos e plantações quando chove. Esse escoamento superficial de água penetra nos riachos e rios que se unem antes de desaguarem no oceano. Outras fontes de nutrientes incluem águas de rejeito com diversos componentes – incluindo detergentes – que contêm fósforos, e esgoto que é liberado de sistemas de tratamento de esgoto quando eles transbordam devido a eventos de chuvas muito fortes. Os nutrientes que os rios despejam no oceano possibilitam um rápido crescimento algal, o que causa o *bloom* algal.

O rio Mississippi drena 41% do território continental dos EUA, carreando nutrientes de uma área muito grande. A zona morta resultante no Golfo do México pode cobrir mais de 22.000 km[28] durante o verão – uma área do tamanho do estado de Nova Jersey.* À medida que o outono se aproxima, menos nutrientes entram no rio Mississippi e as temperaturas no Golfo do México se tornam mais frias, condições que tornam mais difícil para as populações de algas se desenvolverem, consequentemente, a zona morta desaparece a cada inverno.



Zona morta na foz do rio Mississippi. O rio Mississippi drena 41% de todos os EUA continental e carreia nutrientes de fertilizantes lixiviados dos jardins de residências e de campos cultivados, e ainda rejeitos das comunidades localizadas por toda a região. Esses nutrientes facilitam o crescimento rápido das algas que em última instância criam uma zona morta, que pode ser visualizada na foz do rio. (Zona morta segundo o NOAA.)

As atividades humanas são responsáveis pela maioria das zonas mortas, embora algumas tenham causas naturais. A abundância de zonas mortas em todo mundo está crescendo rapidamente. Na década de 1910, só se tinha conhecimento de quatro zonas mortas. Esse número aumentou para 49 nas décadas de 1960 e para 87 na década de 1980. O número de zonas mortas cresceu para 305 em 1995 e ainda mais para 405, por volta de 2008, a data mais recente para qual foi feita uma estimativa. Por exemplo, uma grande zona morta ocorre na Baía de Chesapeake, na costa leste da América do Norte, onde até 40% da baía pode se tornar *hipóxica*, mostrando que a água tem pouco oxigênio. Analogamente, o fundo do Lago Erie torna-se *hipóxico* todo verão. Em todo o mundo, zonas mortas cobrem uma área total de mais de 205.000 km^2.

A existência de zonas mortas ilustra por que precisamos compreender como os nutrientes – incluindo a água, o nitrogênio e o fósforo – se movem por dentro e entre os ecossistemas, e a importante função que a decomposição representa na reciclagem desses nutrientes. Neste capítulo, examinaremos o movimento dos nutrientes e como eles se regeneram nos ecossistemas terrestres e aquáticos.

Fontes: Rabalais NN, Turner RE, Wiseman WJ Jr. Gulf of Mexico hypoxia, a.k.a. The dead zone. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2002;33: 235-263.
Diaz RJ, Rosenberg R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321 (2008): 926-929.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O ciclo hidrológico transporta muitos elementos através dos ecossistemas.
- O ciclo do carbono está intimamente relacionado com o movimento da energia.
- O nitrogênio circula através dos ecossistemas de maneiras muito diferentes.
- O ciclo do fósforo se move entre a terra e a água.
- Nos ecossistemas terrestres, a maioria dos nutrientes regenera-se no solo.
- Nos ecossistemas aquáticos, a maioria dos nutrientes regenera-se nos sedimentos.

▶ Diferente da energia – que se move por meio de elementos dos ecossistemas – elementos tais como o hidrogênio, o oxigênio, o carbono, o nitrogênio e o fósforo circulam entre os componentes bióticos e abióticos dos ecossistemas. Os movimentos desses elementos nos ecossistemas são afetados pelos processos químicos, físicos e biológicos e, para compreendê-los, é útil pensar em diferentes compartimentos nos quais um determinado elemento reside, bem como os diferentes processos que são responsáveis pelo transporte de um elemento de um compartimento para o outro. Por exemplo, dois compartimentos importantes para o carbono são o CO_2 que existe na atmosfera e a biomassa dos produtores, que usam o carbono para construir seus tecidos. Nesse exemplo, o processo que faz o carbono se transferir da atmosfera para os produtores é a fotossíntese.

Os organismos contêm grandes quantidades de hidrogênio, oxigênio e carbono. Contudo, como notamos no Capítulo 2, os organismos também precisam de sete grandes nutrientes: nitrogênio, fósforo, enxofre, potássio, cálcio, magnésio e ferro. Alguns elementos como o silício, o manganês e o zinco são necessários em quantidades muito menores. Neste capítulo, examinaremos os ciclos biogeoquímicos de alguns dos principais elementos na Terra, observando as interações dos processos biológicos, geológicos e químicos. Também exploraremos como as atividades humanas atuais estão alterando esses ciclos produzindo efeitos de longo alcance nos ecossistemas.

O ciclo hidrológico transporta muitos elementos através dos ecossistemas

No capítulo anterior, vimos que a água desempenha um papel crítico em todos os níveis de estudo ecológico. No Capítulo 2, discutimos como a água é um composto-chave, envolvido em muitas transformações químicas que acontecem nos componentes vivos e não vivos dos ecossistemas. O Capítulo 5 examinou os processos que determinam os climas globais, incluindo os padrões de precipitação, e no Capítulo 6 discutimos os diversos tipos de biomas aquáticos. Começamos este capítulo rastreando o movimento da água através dos ecossistemas. Compreendendo como a água se move através dos ecossistemas, observaremos a função que representa à medida que transporta os elementos pelos ecossistemas.

CICLO HIDROLÓGICO

O movimento da água através dos ecossistemas e da atmosfera, conhecido como **ciclo hidrológico**, é determinado em larga escala pela evaporação, pela transpiração e pela precipitação. O maior compartimento de água, cerca de 97% de toda a água na Terra, está nos oceanos. A água remanescente existe nos lagos, riachos, rios, alagados, aquíferos subterrâneos e no solo.

O ciclo hidrológico está ilustrado na Figura 21.1. A evaporação da água ocorre nos corpos de água, no solo e nas plantas que sofrem evapotranspiração, discutido no Capítulo 5. A energia solar proporciona a energia para o processo da evaporação e evapotranspiração, que transforma a água de um líquido em um gás na forma de vapor de água. Há um limite para a quantidade de vapor de água que a atmosfera pode conter. Como a água continua a evaporar, o vapor de água na atmosfera se condensa em nuvens que criam a precipitação na forma de chuva, granizo, chuva e neve ou simplesmente neve.

Quando a precipitação cai da atmosfera, ela pode tomar diversos caminhos. Parte da precipitação cai diretamente sobre a superfície dos ecossistemas aquáticos, e o restante sobre os terrestres. A água que cai nos ecossistemas terrestres pode viajar ao longo da superfície do solo ou se infiltrar nele, onde é absorvida pelas plantas ou se move mais para o fundo do solo, tornando-se parte das águas subterrâneas. O escoamento superficial e parte das águas subterrâneas em algum momento encontrarão seu caminho de volta para os corpos de água, completando o ciclo.

Ciclo hidrológico O movimento da água através dos ecossistemas e da atmosfera.

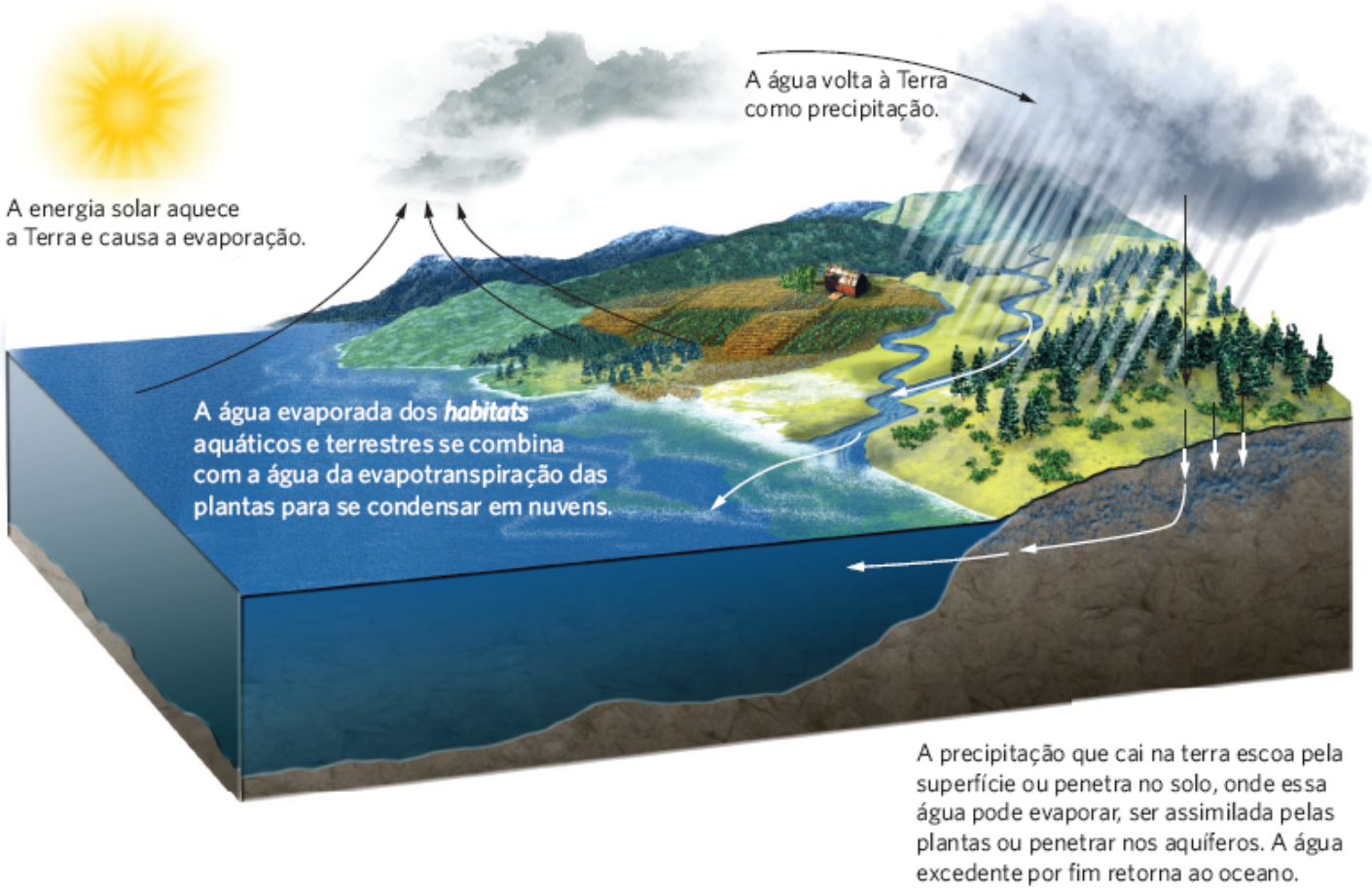


Figura 21.1 Ciclo hidrológico. O movimento da água é determinando pela energia do Sol, causando a evaporação do solo e de corpos de água, e a evapotranspiração das plantas. A água evaporada se condensa em nuvens, que por fim a devolvem para a Terra pela precipitação; esta água escoa superficialmente na terra ou se infiltra no solo. O escoamento flui ao longo da superfície do solo até penetrar em riachos e rios. A água no solo é assimilada pelas plantas ou entra no lençol freático. Por fim, a água em excesso retorna ao oceano.

A quantidade de evaporação deve equilibrar a quantidade de precipitação ou toda a água continuaria se acumulando em alguma parte do ciclo. Quando consideramos o ciclo hidrológico em uma escala global, descobrimos que a precipitação excede a evaporação nos ecossistemas terrestres, enquanto a evaporação excede a precipitação nos ecossistemas aquáticos. Para ajudar a manter um equilíbrio global, a água em excesso, que é evaporada dos ecossistemas aquáticos, é transferida pela atmosfera e cai sobre os ecossistemas terrestres. Ao mesmo tempo, a água excedente que cai nos ecossistemas terrestres é transportada na forma de escoamento e águas subterrâneas para os ecossistemas aquáticos.

IMPACTOS HUMANOS NO CICLO HIDROLÓGICO

A água circula através da biosfera da Terra sem ganho ou perda líquida a longo prazo. Portanto, qualquer mudança em uma parte do ciclo da água influencia as outras partes. Por exemplo, em áreas fortemente desenvolvidas, materiais de construção como telhados e o asfaltamento de áreas de estacionamento são impermeáveis à infiltração da água. A quantidade de água que pode percolar no solo é significativamente reduzida e vemos um aumento no escoamento superficial. Menos água está disponível para se infiltrar no solo para as plantas, para ser usada ou para restaurar águas subterrâneas que muitas pessoas utilizam para beber. Um aumento no escoamento superficial também aumenta a erosão do solo. Um efeito semelhante ocorre quando reduzimos a quantidade de biomassa vegetal em um ecossistema terrestre, como ocorre durante um desmatamento. Onde há menos árvores e outras plantas, muito menos precipitação é assimilada pelas raízes das plantas e subsequentemente liberadas para a atmosfera pela evapotranspiração. Consequentemente, a quantidade de escoamento superficial aumenta, o que causa erosão do solo grave e inundações (Figura 21.2). Finalmente, quando bombeamos a água do subsolo para irrigação ou uso doméstico, às vezes reduzimos a quantidade dos aquíferos em uma taxa que excede sua capacidade de recuperação. Por exemplo, nas Grandes Planícies dos EUA, um grande suprimento de aquífero, conhecido como aquífero Ogallala, se estende da Dakota do Sul até o Texas. Esse aquífero supre cerca de 30% de toda a água usada para irrigação nos EUA e proporciona água potável para 82% das pessoas que vivem na região. Contudo, a extração dessa água tem excedido sua taxa de reposição e os cientistas estão preocupados com o fato de que o suprimento crítico de água para a indústria, uso doméstico e irrigação possa se esgotar em algum momento ao longo deste século.

Os humanos também alteram o ciclo hidrológico por meio de atividades que contribuem para o aquecimento global. Os cientistas esperam que à medida que as temperaturas do ar e da água aumentem, haja um aumento da taxa de evaporação da água que fará a água se mover através do ciclo hidrológico mais rapidamente, levando a um aumento na intensidade de chuva e tempestades em diversas partes do mundo.

Figura 21.2 Alteração do ciclo hidrológico. Quando as florestas são derrubadas, como neste local no Haiti, menos raízes de plantas estão disponíveis para conter o solo, que absorve menos água da chuva. Essas mudanças causam um aumento do escoamento superficial da água, inundações mais graves e grandes quantidades de erosão do solo. (Fotografia de REUTERS/Daniel Morel/Landov.)

O ciclo do carbono está intimamente relacionado com o movimento da energia

Como todos os organismos são compostos por carbono, o seu movimento nos ecossistemas, em sua maioria, segue as mesmas trajetórias do movimento da energia. Nesta seção, consideramos os muitos compartimentos e processos que estão envolvidos no ciclo do carbono, sendo assim, examinaremos como as atividades humanas têm alterado o ciclo do carbono.

CICLO DO CARBONO

Para compreender como funciona o ciclo do carbono, precisamos considerar seis tipos de transformações: fotossíntese, respiração, sedimentação e soterramento, troca, extração e combustão. O ciclo do carbono está ilustrado na Figura 21.3.

Começamos nosso estudo com os processos da fotossíntese e da respiração. Como discutimos nos capítulos anteriores, os produtores usam a fotossíntese nos ecossistemas terrestres e aquáticos para retirar o CO_2 do ar e da água e convertê-lo em carboidratos que são usados para fazer outros compostos, incluindo as proteínas e as gorduras. O carbono que está preso nos produtores pode então ser transferido para os consumidores, carniceiros, detritívoros e decompositores. Todos esses grupos tróficos executam a respiração, que libera o CO_2 de volta para o ar ou para a água.

Em alguns *habitats*, como sedimentos encharcados de pântanos ou alagados, o oxigênio não está disponível para servir como um receptor terminal de elétron para a respiração. Sob essas condições anaeróbicas, algumas espécies de arqueas usam compostos de carbono para receber os elétrons. Por exemplo, algumas arqueas usam o metanol (CH_3OH) durante a respiração para produzir CO_2 na seguinte reação:

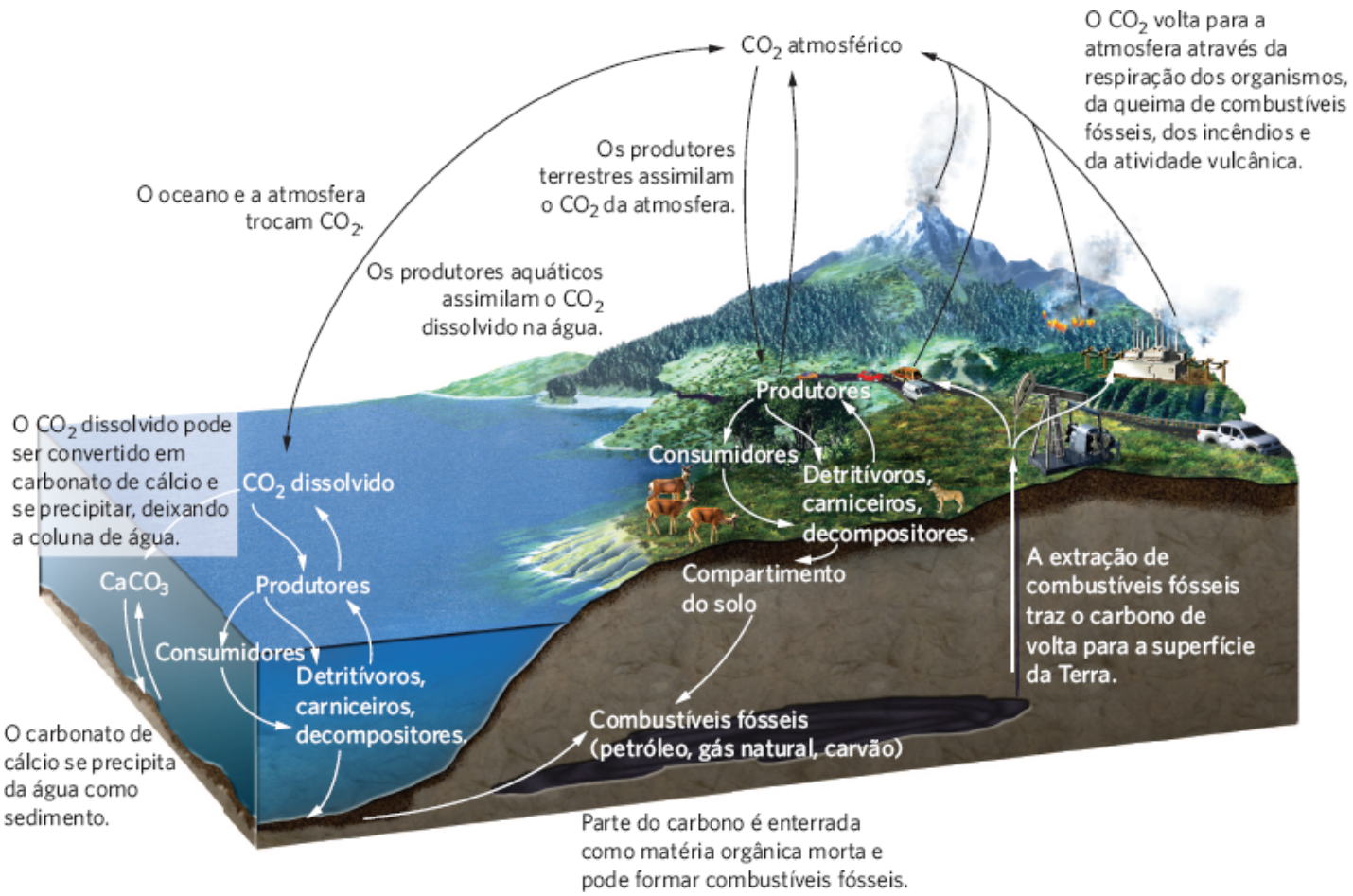


Figura 21.3 Ciclo do carbono. No ciclo de carbono, os produtores assimilam o CO_2 da atmosfera e da água, transferindo o carbono assimilado para os consumidores, detritívoros, carniceiros e decompositores. Esses organismos devolvem o CO_2 para a atmosfera e para os oceanos pela respiração. Através de um ecossistema, o CO_2 é trocado entre a atmosfera e o oceano e entre o oceano e os sedimentos. O carbono que foi armazenado no subsolo por longos períodos se transforma em combustíveis fósseis, que podem ser extraídos. O CO_2 é devolvido para a atmosfera através da queima de combustíveis fósseis, das queimadas nos ecossistemas terrestres e da atividade vulcânica.

$$4\ CH_3OH \rightarrow CO_2 + 2\ H_2O + 3\ CH_4$$

Como você pode ver dessa reação, os produtos são o dióxido de carbono, água e metano. O metano que é liberado dos pântanos durante a respiração anaeróbica é conhecido como gás de pântano. A produção de metano pelo processo da respiração anaeróbica é uma preocupação crescente, porque ele é um gás de estufa e, em uma base por molécula, é 72 vezes mais eficaz em absorver a radiação infravermelha de volta para a Terra do que o CO_2.

O dióxido de carbono também é trocado entre os ecossistemas aquáticos e a atmosfera, como mostrado na Figura 21.3. A troca ocorre em ambas as direções em uma magnitude semelhante, o que significa que há pouca transferência líquida ao longo do tempo. Como discutimos no Capítulo 2, quando o CO_2 se difunde da atmosfera para o oceano, parte dele é usada pelas plantas e algas para a fotossíntese, e parte é convertida em carbonato (CO_3^{22}) e íons bicarbonato (HCO_3^-) que podem se combinar com o cálcio na água para formar carbonato de cálcio ($CaCO_3$). O carbonato de cálcio tem baixa solubilidade na água, deixando a coluna de água por precipitação e tornando-se parte dos sedimentos no fundo do oceano. Através de milhões de anos, os sedimentos de carbonato de cálcio que se acumularam no fundo dos oceanos se combinam com os esqueletos de carbonato de cálcio de pequeninos organismos marinhos, e podem se desenvolver em fontes maciças de carbono na forma de rocha conhecida como dolomita e calcário. Os seres humanos mineram a dolomita e o calcário na fabricação de concreto e de fertilizantes, bem como em inúmeros outros processos industriais.

O carbono também pode ser enterrado como matéria orgânica antes de ser completamente decomposto. Através de milhões de anos, parte dessa matéria orgânica é convertida em combustíveis fósseis, como petróleo, gás e carvão. A taxa de soterramento do carbono é lenta e compensada pela taxa de carbono liberada para a atmosfera pela intemperização de rocha de calcário e durante erupções vulcânicas. Como o processo de sedimentação e soterramento pode bloquear o carbono por milhões de anos, ele se move através desses compartimentos de modo muito lento.

A extração de combustíveis fósseis como o carvão, o petróleo e o gás natural representa uma mudança recente no ciclo do carbono. A maior parte da história humana viu pouca extração de carbono que foi soterrado por milhões de anos.

Durante os últimos dois séculos, contudo, seres humanos têm extraído carbono em uma taxa progressivamente crescente para atender às progressivas demandas de energia. A extração dos combustíveis fósseis transfere o carbono fóssil do subsolo para a superfície da Terra, e a queima desses combustíveis fósseis altera o ciclo de carbono de modo significativo.

A combustão das fontes de carbono produz CO_2 que vai para a atmosfera. Parte dessa combustão é natural, como os incêndios que ocorrem nas florestas e nos campos. Outra parte da combustão é causada por seres humanos, como as queimadas na terra para prepará-la para a agricultura e a queima de combustíveis fósseis para produzir eletricidade e calor ou alimentar as máquinas. Como a respiração e a decomposição, a combustão converte compostos orgânicos em CO_2.

IMPACTOS HUMANOS NO CICLO DO CARBONO

Agora que compreendemos os compartimentos e os processos no ciclo do carbono, podemos examinar como as atividades humanas o têm alterado. No Capítulo 4, discutimos o recente aumento no CO_2 atmosférico visualizado nas medidas feitas no cume do Mauna Loa, na ilha de Havaí. Essas medidas vêm documentando um aumento no CO_2 de 316 ppm em 1958 para 394 ppm em 2012 – um aumento de 25% em apenas 54 anos.

Embora essas medidas no Mauna Loa tenham começado somente em 1958, as atividades humanas afetaram as concentrações de CO_2 na atmosfera por muito mais tempo. Para medir as concentrações de CO_2 que havia na atmosfera há centenas de milhares de anos, os pesquisadores viajaram para algumas das partes mais frias da Terra. Em locais como a Groenlândia e a Antártida, a precipitação da neve lentamente comprime o gelo com minúsculas bolhas de ar aprisionadas dentro dele. Como essas bolhas representam pequeninas amostras de ar de milhares de anos, elas podem nos revelar sobre as condições do clima no passado distante. A cada ano, mais gelo é formado pela adição de uma nova camada; as camadas da superfície contêm o gelo mais recente e as mais profundas contêm o mais antigo. Para amostrar o ar aprisionado no gelo, os pesquisadores perfuram fundo no gelo e extraem longos cilindros conhecidos como núcleos de gelo (Figura 21.4).

Núcleos de gelo representam o gelo que foi formado há muito tempo, cerca de 500 mil anos. Após determinar a idade das diferentes camadas de núcleo de gelo, os pesquisadores derretem cada camada, tornando possível a liberação das bolhas de ar aprisionadas e, assim, a concentração de CO_2 pode ser medida. Podemos visualizar alguns desses dados dos núcleos de gelo na Figura 21.5. Como se observa, as concentrações de CO_2 na atmosfera durante os últimos 400 mil anos têm variado bastante, de cerca de 180 para 300 ppm. Contudo, desde 1800, à medida que os humanos crescentemente queimaram combustíveis fósseis, as concentrações de CO_2 têm aumentado exponencialmente até o valor atual de 394 ppm. Isso significa que a concentração atual de CO_2 na nossa atmosfera é 31% maior do que as maiores concentrações que já existiram durante os últimos 400.000 anos.

O aumento no CO_2 atmosférico é importante para os humanos porque o CO_2 é um gás de estufa que absorve a radiação infravermelha e irradia parte dela de volta para a Terra. Ter CO_2 na atmosfera ajuda a manter o nosso planeta aquecido, mas uma quantidade excessiva de CO_2 e outros gases de estufa poderia fazer com que o nosso planeta se tornasse muito mais quente do que tem sido por um tempo bastante longo. Sabemos que a temperatura média da Terra é agora 0,8°C mais quente do que era quando as primeiras medidas de temperatura foram tomadas na década de 1880. Embora um aumento médio de 0,8°C possa não parecer muito, descobrimos algumas mudanças dramáticas em lugares específicos. Algumas regiões, como partes da Antártida, têm sofrido temperaturas mais frias enquanto outras, como as altas latitudes do Alasca, Canadá e Rússia, estão agora 4°C mais quentes do que estavam há um século.

A

B

Figura 21.4 Núcleos de gelo. A. Os pesquisadores do Levantamento Ártico de Catlin perfuraram um bloco de gelo ancestral para coletar núcleos de gelo que foram criados em camadas ao longo dos últimos 500 mil anos. **B.** Os núcleos de gelo contêm bolhas

de ar que foram aprisionadas no tempo que o gelo foi formado. Ao derreter cada camada, os pesquisadores podem determinar a concentração de CO_2 que havia na atmosfera ao longo dos últimos 500.000 anos. (Fotografias de (A) Martin Hartley/eyevine/Redux; e (B) George Steinmetz/Corbis.)

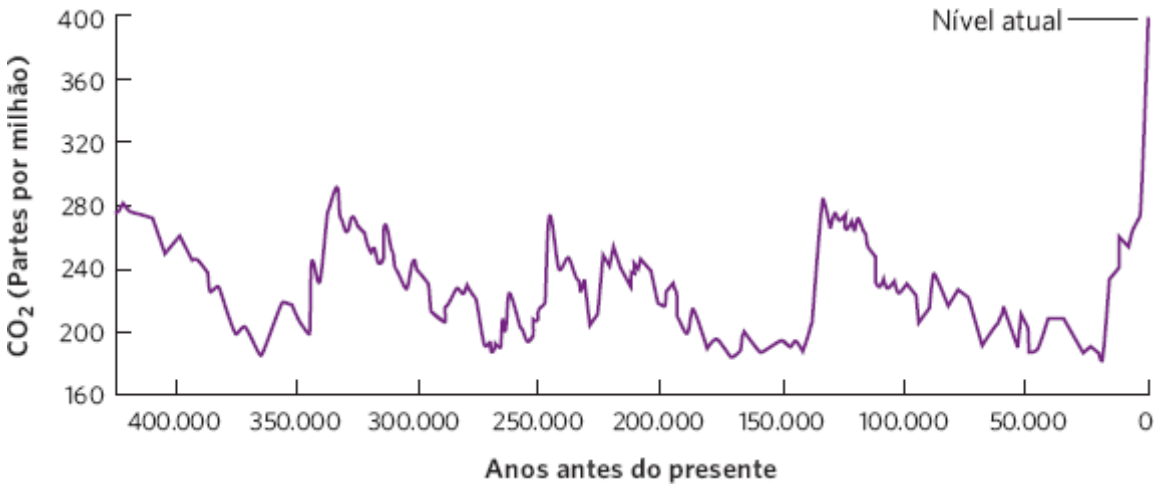


Figura 21.5 Concentrações atmosféricas de CO_2 ao longo do tempo. Usando medidas das bolhas de ar dos núcleos de gelo e, nos tempos modernos, medidas diretas, pesquisadores documentaram que por mais de 400.000 anos as concentrações de CO_2 nunca excederam 300 ppm. Durante os últimos 200 anos a concentração de CO_2 na atmosfera aumentou rapidamente e agora se aproxima de 400 ppm. (Dados de http://climate.nasa.gov/evidence.)

Essas regiões de alta latitude contêm grandes depósitos de turfa congelada, que é uma mistura de musgo esfagno morto e outras plantas. As turfas descongelam e se decompõem mais rapidamente com temperaturas mais altas. Como a turfa se decompõe sob condições anaeróbicas, a decomposição produz metano, que é um gás de estufa. Isso significa que o aumento nas temperaturas devido ao aumento do CO_2 atmosférico causa a liberação de gases de estufa adicionais vindos da decomposição da turfa, o que amplifica o problema. Os aumentos da temperatura podem ter numerosos efeitos por todo o mundo, como a redução do tamanho das calotas polares (ver Capítulo 5), alteração do tamanho do período das estações de crescimento das plantas, e mudança na cronologia das histórias de vida das plantas e dos animais. No Capítulo 23, que trata da conservação da biodiversidade mundial, falaremos mais sobre o aquecimento global.

O nitrogênio circula através dos ecossistemas de maneiras muito diferentes

O nitrogênio é um componente importante dos aminoácidos, os blocos de construção das proteínas, e dos ácidos nucleicos, onde estão os blocos de construção de DNA. O nitrogênio existe em formas muitas diferentes e apresenta um conjunto complexo de vias. Nesta seção, examinaremos a ciclagem de nitrogênio e exploraremos as formas pelas quais as atividades humanas têm alterado o ciclo de nitrogênio.

CICLO DE NITROGÊNIO

Um grande compartimento do gás nitrogênio (N_2) existe na atmosfera, onde ele constitui 78% de todos os gases atmosféricos. O nitrogênio se move através de cinco grandes transformações, mostradas na Figura 21.6: *fixação do nitrogênio*, *nitrificação*, *assimilação*, *mineralização* e *desnitrificação*.

Fixação de nitrogênio

O processo de converter o nitrogênio atmosférico em formas que os produtores podem usar é conhecido como **fixação do nitrogênio**, que converte o gás nitrogênio em amônia (NH_3), e é rapidamente convertida em amônio (NH_4^+), ou em nitrato (NO_3^-). O composto que é formado depende de se a fixação do nitrogênio ocorre por organismos, por raios ou pela produção industrial dos fertilizantes.

Como discutimos nos capítulos anteriores, alguns organismos são capazes de converter o gás nitrogênio em amônia. A fixação do nitrogênio ocorre em algumas espécies de cianobactérias, de bactérias de vida livre como a *Azotobacter*, e em bactérias mutualísticas, como a *Rhizobium*, que vive em nódulos radiculares de algumas leguminosas e outras plantas (ver a Figura 17.4). A fixação do nitrogênio é uma fonte importante do nitrogênio necessário, especialmente para a sucessão inicial de plantas colonizando *habitats* que têm pouca disponibilidade de nitrogênio. O processo de fixação do nitrogênio exige uma quantidade relativamente grande de energia, que os organismos fixadores de nitrogênio obtêm metabolizando a matéria orgânica do ambiente, ou adquirindo carboidratos de um parceiro mutualista.

Como você pode ver na Figura 21.6, a fixação do nitrogênio também pode ocorrer por meio de processos abióticos. Por exemplo, os raios proporcionam uma grande quantidade de energia que pode converter o gás nitrogênio em nitrato na atmosfera. Analogamente, a combustão que ocorre durante incêndios ou quando combustíveis são queimados também produz nitratos. Em ambos os casos, os nitratos, que estão suspensos no ar após a combustão, caem no solo com a precipitação.

A produção industrial de fertilizantes que aprimora a produtividade das plantações converte o gás nitrogênio em amônia ou nitratos. Como toda fixação do nitrogênio, esse processo demanda uma grande quantidade de energia e é alimentado em sua maior parte pela queima de combustíveis fósseis. A fabricação de fertilizantes de nitrogênio desenvolveu-se e se transformou em um empreendimento comercial tão grande que a fixação conduzida pelos humanos agora excede a fixação de nitrogênio que ocorre em todos os processos naturais.

Fixação do nitrogênio O processo de converter nitrogênio atmosférico em formas que os produtores podem utilizar.

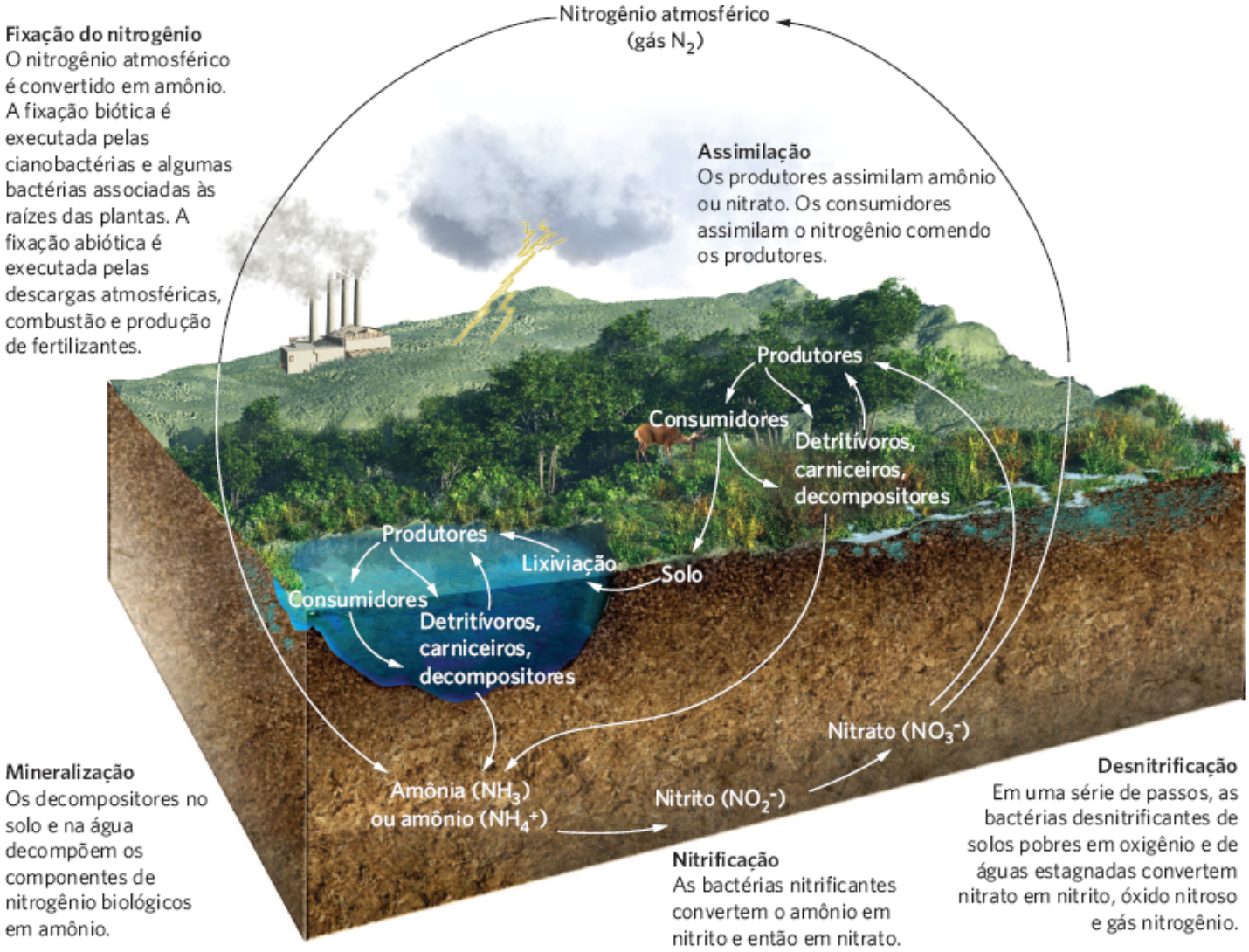


Figura 21.6 Ciclo do nitrogênio. O ciclo do nitrogênio começa com este gás na atmosfera. O processo de fixação do nitrogênio o converte em uma forma que os produtores podem utilizar. O nitrogênio fixado pode ser assimilado pelos produtores e consumidores; em algum momento ele se decompõe em amônio pelo processo da mineralização. O amônio pode ser convertido em nitrito e depois em nitrato, pelo processo de nitrificação. Sob condições anaeróbicas, o nitrato pode ser convertido em gás nitrogênio pelo processo de desnitrificação.

Nitrificação

Outro processo no ciclo do nitrogênio é a **nitrificação**, que converte o amônio em nitrito (NO_2^-) e então do nitrito em nitrato (NO_3^-):

$$NH_4^+ \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO_3^-$$

Essas conversões liberam boa parte da energia potencial que está contida no amônio. Cada passo é executado por bactérias especializadas e arqueas na presença de oxigênio. A conversão de amônio em nitritos nos ecossistemas terrestres e

aquáticos é executada pelas bactérias *Nitrosomonas* e *Nitrosococcus*, enquanto a conversão de nitritos em nitratos é realizada pelas bactérias *Nitrobacter* e *Nitrococcus*. Embora os nitritos não sejam um nutriente importante para produtores, eles podem assimilá-los e utilizá-los.

Assimilação e mineralização

Os produtores podem assimilar o nitrogênio do solo ou da água como amônio ou nitratos. Uma vez que os produtores assimilaram o nitrogênio, eles o incorporam em seus tecidos, em um processo conhecido como assimilação, que descrevemos no Capítulo 20. Quando os consumidores primários ingerem os produtores, eles podem assimilar o nitrogênio dos produtores ou excretá-lo como rejeito. O mesmo processo ocorre novamente com os consumidores secundários. O rejeito animal, bem como a biomassa dos produtores e os consumidores que em última instância morrem, é decomposto pelos carniceiros, detritívoros e decompositores. Os decompositores fúngicos e bacterianos decompõem os compostos de nitrogênio biológico em amônia. O processo de decompor compostos orgânicos em compostos inorgânicos é conhecido como **mineralização**.

Nitrificação O processo final no ciclo do nitrogênio, que converte o amônio em nitrito (NO_2^-) e então de nitrito em nitrato (NO_3^-).

Mineralização O processo de decompor compostos orgânicos em compostos inorgânicos.

Desnitrificação

Como os nitratos produzidos pela nitrificação são bastante solúveis em água, eles são lixiviados dos solos para dentro de vias aquáticas, onde se estabelecem nos sedimentos dos alagados, rios, lagos e oceanos. Esses sedimentos são tipicamente anaeróbios. Sob condições anaeróbicas, os nitratos podem ser transformados de volta em nitritos, que são transformados em óxido nítrico (NO):

$$NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO$$

Essa reação é executada pelas bactérias como *Pseudomonas denitrificans*. Reações químicas adicionais sob condições anaeróbias nos solos e na água subsequentemente convertem o óxido nítrico em gás nitrogênio, completando o ciclo do nitrogênio:

$$NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$$

Este processo de converter nitratos em gás nitrogênio é conhecido como **desnitrificação**.

A desnitrificação é necessária para decompor a matéria orgânica em solos deplecionados de oxigênio e sedimentos. Contudo, como podemos observar na reação anterior, ela produz o gás nitrogênio (N_2). Como o nitrogênio não pode ser assimilado pelos produtores, o processo de desnitrificação faz com que o nitrogênio deixe os solos alagados e ecossistemas aquáticos sob a forma de um gás.

IMPACTOS HUMANOS NO CICLO DO NITROGÊNIO

Antes que as atividades humanas começassem a alterar drasticamente o ambiente, a produção de formas utilizáveis de nitrogênio pelo processo de fixação era aproximadamente contrabalançada, em uma escala global, pela perda de nitrogênio utilizável através da desnitrificação. Contudo, durante os últimos três séculos, e especialmente durante os últimos 50 anos, as atividades humanas têm quase dobrado a quantidade de nitrogênio adicionado aos ecossistemas terrestres. Essas atividades incluem a queima de combustíveis fósseis, que adicionam óxido nítrico no ar, a produção de fertilizantes nitrogenados e a plantação de culturas fixadoras de nitrogênio.

A queima de combustíveis fósseis adiciona óxido nítrico no ar, onde ele é carreado para os ecossistemas distantes. À medida que o óxido nítrico entra na atmosfera, reage com a água no ar para formar nitratos, que então caem de volta na terra durante a precipitação. Como o nitrogênio é frequentemente um nutriente limitante, esperaríamos que a adição de nitratos afetasse diversos ecossistemas.

Ao longo dos anos, múltiplas equipes de pesquisadores têm investigado se a adição de nitrogênio a ecossistemas terrestres na América do Norte afeta a produtividade e a riqueza de espécies. Esses locais de estudo, que variam do norte ao sul do Alasca e até o Arizona, e de oeste para leste desde a Califórnia até Michigan, foram recentemente compilados em um esforço para determinar se seus resultados mostravam um padrão geral. Quando o nitrogênio foi adicionado na forma de nitratos e amônio, todos os locais sofreram aumento na produtividade primária, mostrado na Figura 21.7A, confirmando que o nitrogênio era um recurso limitante em todos os locais. Contudo, os locais diferiram na proporção de espécies que

foram eliminadas com o tempo, como podemos observar na Figura 21.7B. Pesquisadores exploraram uma grande gama de causas potenciais para essa variação na perda de espécies entre os locais. Além das diferenças na temperatura e nos solos entre os locais, eles descobriram que os locais com os maiores aumentos na produtividade sofreram as maiores reduções na riqueza de espécies. Adicionar nitrogênio a essas comunidades normalmente fez com que poucas espécies de plantas crescessem muito e dominassem a comunidade. Essas plantas grandes sombrearam as plantas menores menos competitivas, o que fez com que as espécies menores declinassem. Esses resultados demonstram que aumentos de nitrogênio no ambiente devido às atividades humanas podem reduzir a diversidade de espécies dos ecossistemas.

Desnitrificação O processo de converter nitratos em gás nitrogênio.

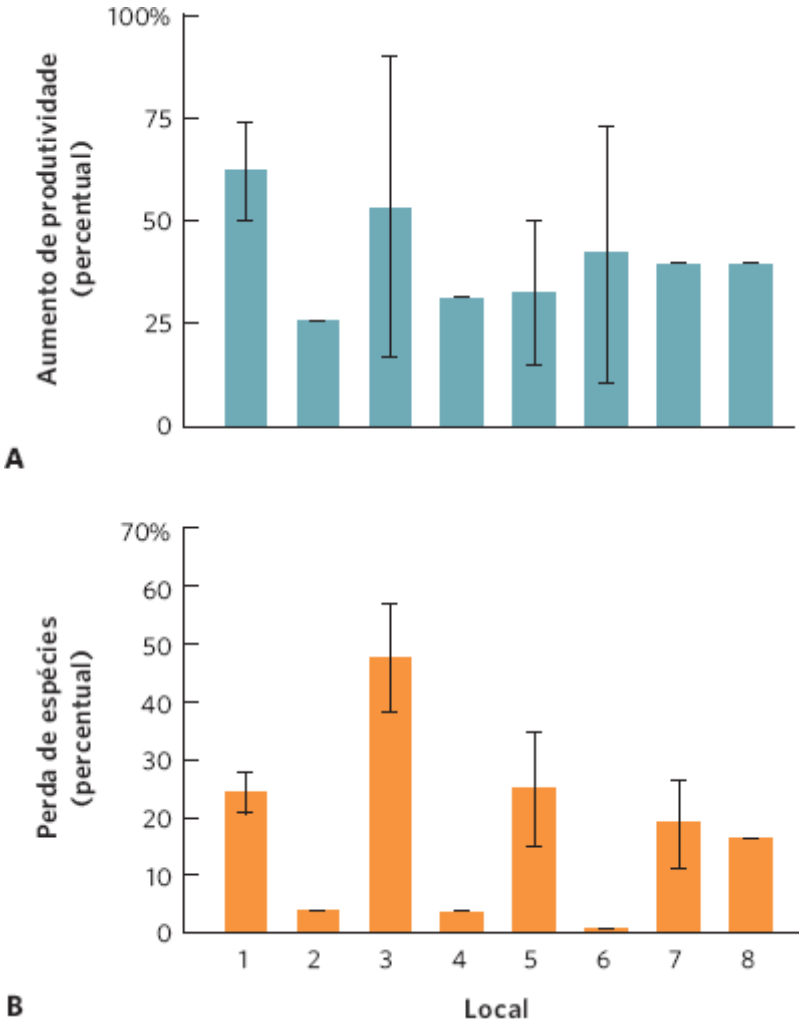


Figura 21.7 Efeitos da adição de nitrogênio na produtividade das plantas e na riqueza de espécies. Vinte e três experimentos em oito locais em torno dos EUA adicionaram nitrogênio às comunidades de plantas. **A.** Todos os locais sofreram aumentos na produtividade primária. **B.** Todos os locais sofreram uma perda na riqueza de espécies, mas a magnitude da perda teve uma grande variação devido às diferenças no nitrogênio existente e às diferenças na capacidade de troca catiônica do solo. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Clark CM *et al.* Environmental and plant community determinants of species loss following nitrogen enrichment. *Ecology Letters* 2007;10: 596-607.)

O ciclo do fósforo se move entre a terra e a água

O fósforo é um elemento crítico para os organismos porque ele é utilizado em ossos, escamas, dentes, DNA, RNA e ATP, uma molécula envolvida no metabolismo. Como discutimos no Capítulo 20, o fósforo é também um nutriente limitante comum nos ecossistemas aquáticos e terrestres. Por isso, o fósforo é um componente da maioria dos fertilizantes fabricados para amplificar o crescimento das plantações. Nesta seção, examinaremos o ciclo de fósforo e exploraremos como as atividades humanas o têm alterado, afetando os ecossistemas.

CICLO DO FÓSFORO

O ciclo do fósforo é consideravelmente menos complicado que o ciclo de nitrogênio. Como podemos observar na Figura 21.8, a atmosfera não é um componente importante desse ciclo, porque o fósforo não tem uma fase gasosa; ele pode somente entrar na atmosfera na forma de poeira. Diferentemente do nitrogênio, o fósforo raramente muda sua forma química; ele normalmente se move como um íon fosfato (PO_4^{32}). As plantas assimilam os íons fosfato do solo ou da água e

os incorporam diretamente em vários compostos orgânicos. Os animais eliminam o excesso de fósforo em suas dietas por meio da excreção na urina contendo íons fosfato ou compostos de fósforo que são convertidos em íons fosfato pelas bactérias fosfatizadoras.

Começaremos nossa exploração do ciclo do fósforo examinando as rochas fosfatadas, que são a grande fonte de fosfato. Como você pode ver na Figura 21.8, ao longo do tempo o fosfato de cálcio ($Ca(H_2PO_4)_2$) se precipita da água oceânica e lentamente forma rochas sedimentares. Posteriormente, parte dessa rocha é elevada por forças geológicas. As rochas expostas sofrem intemperização, que faz com que elas liberem lentamente íons fosfato. As rochas fosfatadas também são mineradas para fosfato, que é utilizado nos fertilizantes e em diversos detergentes.

Quando os íons fosfato entram nos ecossistemas terrestres, eles podem se ligar fortemente ao solo ou serem assimilados pelas plantas, e passados através da teia alimentar. As excreções dos animais e a decomposição de todos os organismos terrestres liberam fósforo de volta para o solo. O excesso de fósforo que não está ligado ao solo ou é assimilado pelas plantas se move pela superfície da terra durante uma tempestade de água como escoamento superficial ou é lixiviado do solo. Quando a erosão do solo acontece, o fósforo ligado ao solo é arrastado para fora com as partículas de solo erodidas. De qualquer maneira, o fósforo pode ser carreado para diversos ecossistemas aquáticos.

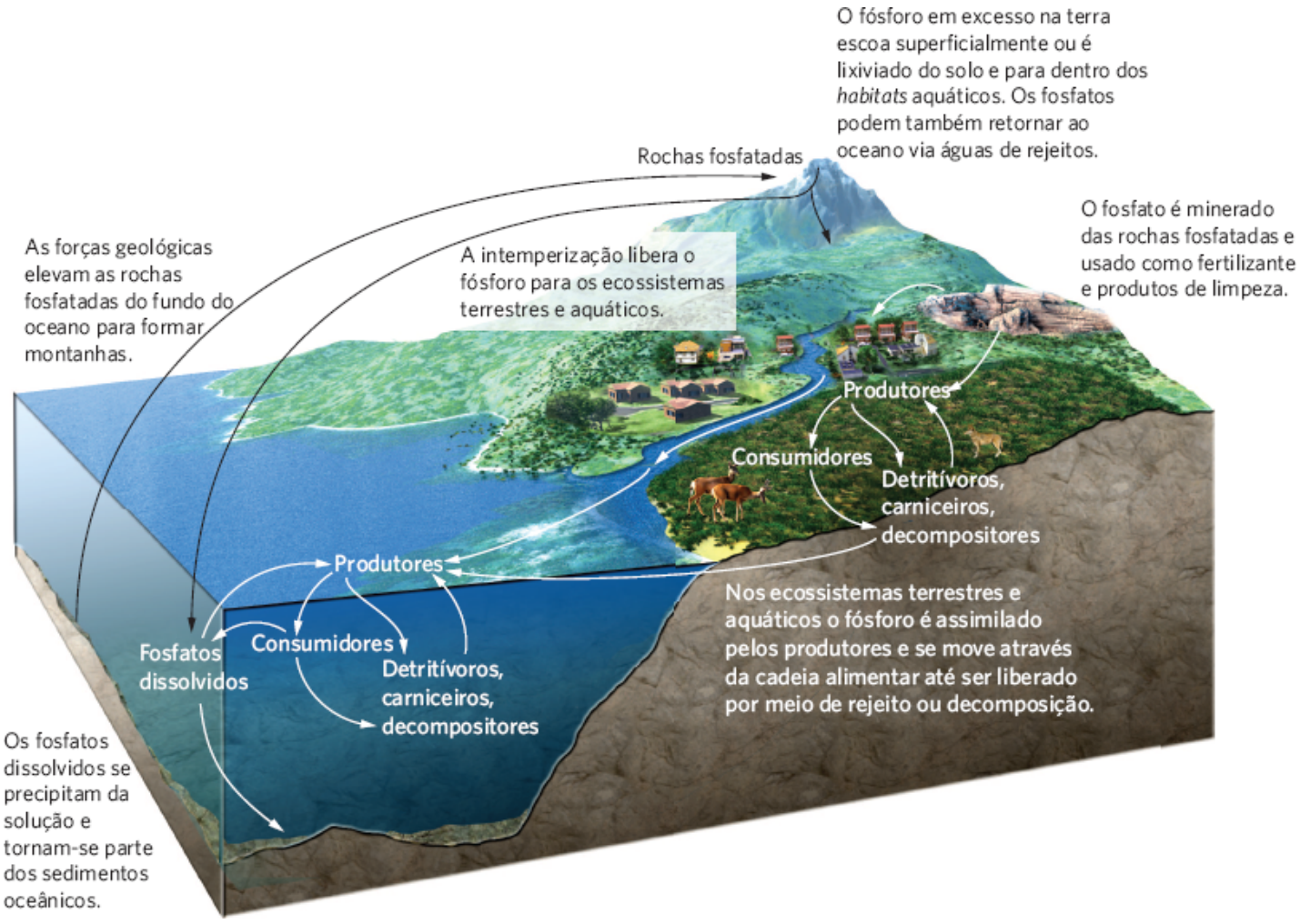


Figura 21.8 Ciclo do fósforo. As rochas fosfatadas que são elevadas pelas forças geológicas naturalmente se desgastam com o tempo, liberando fósforo. Essas rochas são a fonte do fósforo utilizado em fertilizantes e detergentes. O fósforo é assimilado pelos produtores e se move pela cadeia alimentar até ser liberado por meio de rejeito ou de decomposição. O fósforo em excesso da terra escoa superficialmente ou é lixiviado do solo para os *habitats* aquáticos. No oceano, o fósforo se combina com o cálcio ou com o ferro, deixa a coluna de água por precipitação, e por fim para formar rochas fosfatadas novamente.

Figura 21.9 Zonas mortas. Em 2008, mais de 400 zonas mortas foram identificadas em todo o mundo. Isso representa um aumento de 33% desde 1995. (Dados de Diaz RJ, Rosenberg R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321 (2008): 926-929.)

Quando íons fosfato entram nos ecossistemas aquáticos, são assimilados pelos produtores, e adentram a teia alimentar de um modo semelhante ao da teia alimentar terrestre. Em águas bem oxigenadas, o fósforo se liga prontamente com o cálcio e com os íons ferro, e se precipita da coluna de água para tornar-se parte dos sedimentos. Assim, os sedimentos marinhos e de água doce agem como um sorvedouro de fósforo, removendo continuamente o fósforo da coluna de água. Sob condições de baixa oxigenação, o ferro tende a se combinar com o enxofre, em vez do fósforo, e assim este permanece mais disponível na coluna de água. Com o tempo, o fosfato que se precipita para o fundo dos sedimentos oceânicos é convertido em rochas fosfatadas de cálcio, e o ciclo do fósforo recomeça novamente.

IMPACTOS HUMANOS NO CICLO DO FÓSFORO

No Capítulo 20 mostramos como o fósforo é normalmente um nutriente limitante nos ecossistemas terrestres e aquáticos. Portanto, adicionar fósforo a esses ecossistemas pode ter efeitos danosos. Como vimos no início deste capítulo, o fósforo, em combinação com nitratos em excesso, às vezes contribui para os *blooms* algais que causam as zonas mortas onde os rios desembocam nos oceanos. Esse fenômeno acontece por todo o mundo, como mostrado na Figura 21.9. Um aumento na produtividade dos ecossistemas aquáticos é chamado **eutroficação**. Um aumento na produtividade dos ecossistemas aquáticos causado por atividades humanas é chamado **eutroficação cultural**.

Da década de 1940 até 1990, detergentes domésticos continham fosfatos para melhorar sua eficiência de limpeza. Esses detergentes se tornaram parte das águas de rejeito que viajaram através dos sistemas de esgoto público, e por fim desaguaram nos rios, lagos e oceanos. As pessoas começaram a perceber que esses detergentes aumentavam significativamente o fósforo nas vias hídricas, contribuindo para a eutroficação e as zonas mortas. Em 1994, os EUA baniram os fosfatos nos detergentes de lavagem após diversos estados já terem feito a mesma coisa. Em 2010, 16 estados proibiram os fosfatos nos detergentes de lavar louças.

Nos ecossistemas terrestres, a maioria dos nutrientes regenera-se no solo

Agora que compreendemos como os nutrientes mais importantes ciclam dentro e entre os ecossistemas, mudaremos nosso foco para examinar como os nutrientes são regenerados nos ecossistemas. A regeneração de nutrientes é um fator-chave na produtividade dos ecossistemas porque os nutrientes assimilados pelos produtores devem ser repostos. Nesta seção, examinaremos a regeneração de nutrientes nos ecossistemas terrestres, que sofrem essa regeneração via intemperização da rocha matriz ou decomposição de matéria orgânica.

IMPORTÂNCIA DA INTEMPERIZAÇÃO

Os ecossistemas terrestres sofrem uma perda constante de nutrientes porque muitos são lixiviados do solo e transportados para longe em águas correntes e em riachos e rios. Para manter um nível estável de produtividade, uma saída de nutrientes de um ecossistema deve ser equilibrada por uma correspondente entrada. Para alguns nutrientes, como o nitrogênio, as entradas vêm da atmosfera. Para a maioria dos outros nutrientes, como o fósforo, as entradas vêm da intemperização da

rocha matriz sob o solo. Como descrevemos no Capítulo 5, a intemperização é a alteração física e química do material da rocha próximo à superfície da Terra. Substâncias tais como o ácido carbônico na água da chuva e os ácidos orgânicos produzidos pela decomposição das serapilheiras das plantas reagem com os minerais na rocha matriz e liberam vários elementos que são essenciais ao crescimento das plantas.

Eutroficação Um aumento na produtividade dos ecossistemas aquáticos.

Eutroficação cultural Um aumento na produtividade dos ecossistemas aquáticos causado por atividades humanas.

Determinar a taxa de intemperização pode ser difícil porque a rocha matriz geralmente está bem abaixo da superfície do solo. Uma solução tem sido medir os nutrientes que entram no ecossistema terrestre vindos da precipitação e os que deixam o ecossistema pela lixiviação do solo para águas correntes. Podemos observar um diagrama das entradas e saídas de nutrientes na Figura 21.10. Se o sistema está em equilíbrio – se as entradas igualam as saídas – a diferença entre os nutrientes que entram no sistema pela precipitação e matéria particulada e a quantidade de nutrientes que deixa o sistema pela lixiviação e escoamento superficial deve ser igual à quantidade de nutrientes tornada disponível pela intemperização.

Os ecólogos normalmente determinam a taxa de regeneração de nutrientes através da intemperização pela quantificação das entradas e saídas de nutrientes de uma *bacia hidrográfica*. Uma **bacia hidrográfica** é uma área de terra que drena para um único riacho ou rio, como ilustrado na Figura 21.11. Em uma bacia, os cientistas podem estimar a taxa de intemperização medindo o movimento líquido de diversos nutrientes altamente solúveis, como cálcio (Ca^{2+}), potássio (K^{+}), sódio (Na^{+}) e magnésio (Mg^{2+}). Esses nutrientes são facilmente lixiviados do solo e se movem para as águas correntes, onde suas concentrações podem ser medidas enquanto as águas correntes deixam a bacia.

Um exemplo dessa abordagem foi relatado em 2012 para 21 pequenas bacias, na província canadense de Quebec. Cada bacia continha um pequeno lago com um riacho fluindo para fora do lago que drenava a bacia. As bacias eram todas florestadas e tinham pouca atividade humana, sendo assim, os pesquisadores assumiram que o movimento dos nutrientes estava em equilíbrio e monitoraram as entradas de cálcio, potássio, sódio e magnésio em cada bacia via precipitação. Além disso, determinaram a quantidade de cada elemento presente no solo e na rocha matriz. Finalmente, os pesquisadores monitoraram a quantidade de cada elemento vindo da bacia no riacho que drenava dela. Conhecendo as entradas e saídas, os cientistas foram capazes de determinar sua intemperização. Quando eles colocaram seus dados em um mapa da área de estudo, mostrado na Figura 21.12, também descobriram que as taxas de intemperização variavam geograficamente. A taxa de intemperização era mais alta na região sudoeste da província, provavelmente por causa das diferenças regionais das temperaturas, precipitação e condições do solo.

Bacia hidrográfica Uma área de terra que drena para um único córrego ou rio.

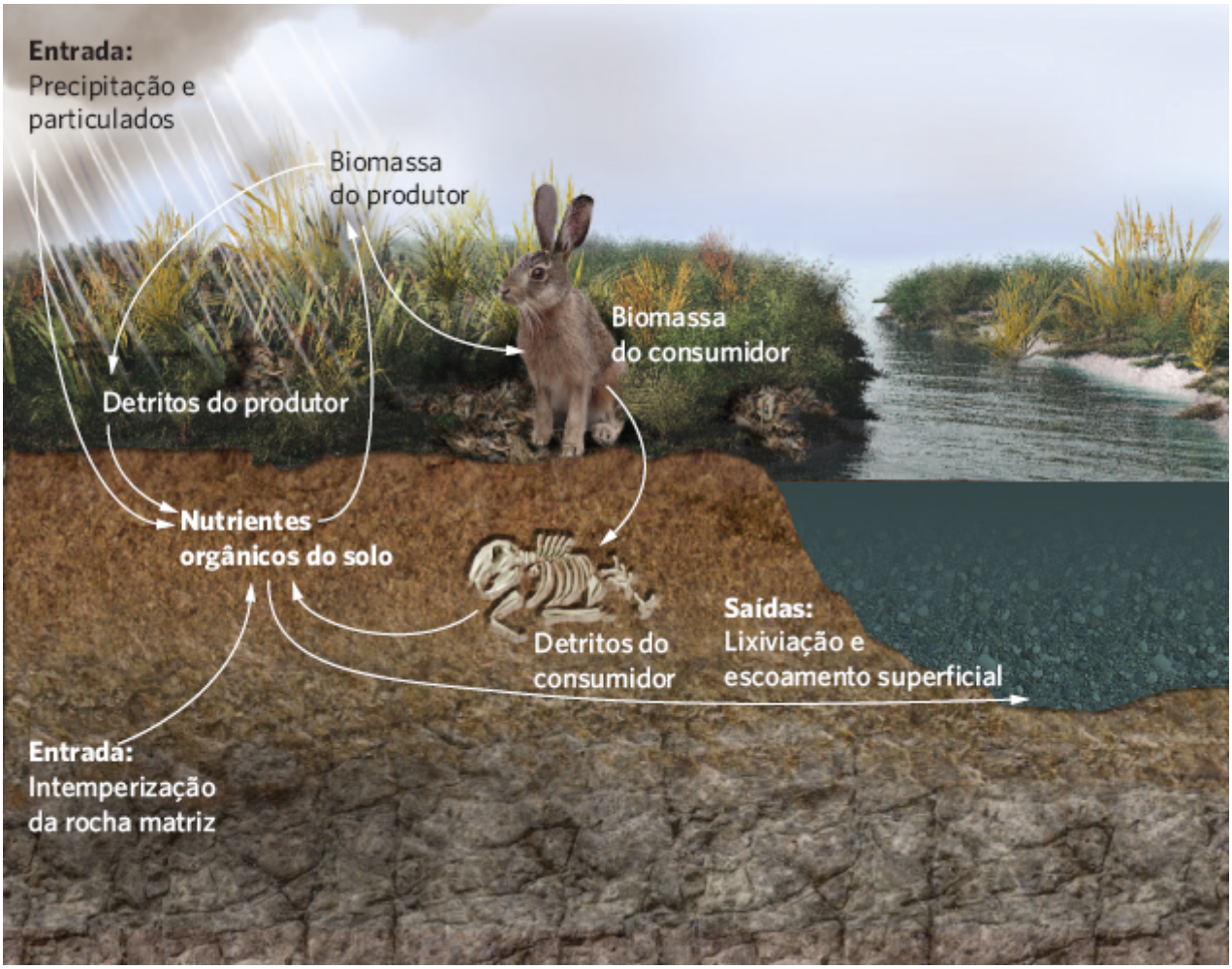


Figura 21.10 Quantificação da intemperização dos nutrientes. Os nutrientes do solo ciclam através dos produtores, consumidores e detritos. Esse ciclo também tem contribuição da precipitação e da intemperização e perdas para a água do subsolo sob a forma de escoamento superficial de água.

Figura 21.11 Bacia hidrográfica. Uma bacia hidrográfica é uma área de terra que drena para um único córrego ou rio.

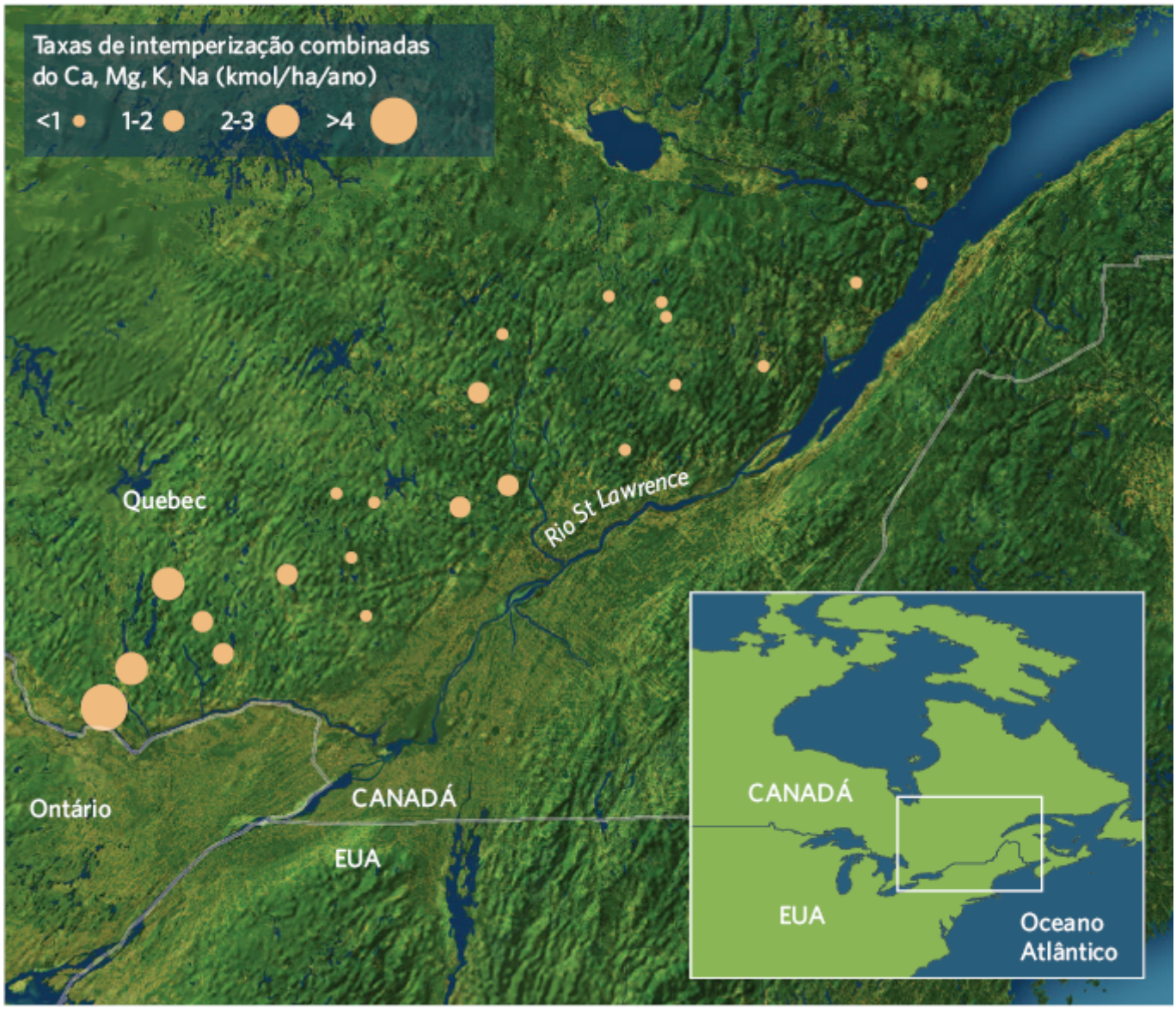


Figura 21.12 Taxas de intemperização em 21 bacias canadenses em Quebec. Quando pesquisadores quantificaram as entradas e saídas combinadas de cálcio, magnésio, potássio e sódio, descobriram que as taxas de intemperização diferiam muito através da paisagem. (Segundo D. Houle *et al.* Soil weathering rates in 21 catchments of the Canadian Shield. *Hydrology and Earth System Sciences* 2012; 16: 685-697.)

DECOMPOSIÇÃO DA MATÉRIA ORGÂNICA

Embora a intemperização dos nutrientes inorgânicos proporcione nutrientes para os ecossistemas terrestres, este é um processo muito lento. Portanto, a produção primária depende amplamente de uma rápida regeneração de nutrientes dos detritos. Para compreender como eles são regenerados nesses sistemas, precisamos examinar o processo da decomposição. Como discutimos no Capítulo 1, os carniceiros consomem os animais mortos e os detritívoros decompõem a matéria orgânica em partículas menores. Contudo, a decomposição é o processo que quebra a matéria orgânica em compostos químicos menores e mais simples, e é realizada principalmente por bactérias e fungos.

Como ilustrado na Figura 21.13, a decomposição da matéria vegetal em uma floresta ocorre de quatro maneiras: os minerais solúveis e os pequenos compostos orgânicos são lixiviados da matéria orgânica, os grandes detritívoros consomem a matéria orgânica, os fungos decompõem os componentes lenhosos e outros carboidratos nas folhas, e as bactérias decompõem quase tudo. A lixiviação remove de 10 a 30% das substâncias solúveis da matéria orgânica, incluindo a maioria dos sais, açúcares e aminoácidos. O que fica para trás são os carboidratos complexos, tais como a celulose e outros compostos orgânicos grandes como as proteínas e a lignina. A lignina determina a dureza das folhas e fornece à madeira muitas de suas qualidades estruturais. O conteúdo de lignina das plantas é um determinante particularmente importante da taxa de decomposição, porque ela resiste à decomposição mais do que a celulose. Alguma parte das ligninas, bem como outros compostos vegetais que resistem à decomposição, podem nunca ser decompostos nos solos da superfície, mas formar combustíveis fósseis quando soterrados por milhões de anos.

Os grandes detritívoros, incluindo os milípedes, as minhocas e os bichos-de-conta, também desempenham um papel importante na decomposição. Esses animais podem consumir de 30 a 45% da energia disponível na serapilheira, mas

consomem uma fração muito menor da energia disponível na madeira. A importância dos grandes detritívoros é dobrada; eles decompõem a matéria orgânica diretamente e a maceram em pedaços menores de detritos. Ao quebrar a matéria orgânica em partes menores, os detritívoros fazem com que ela tenha uma área de superfície maior em relação ao seu volume. Isso proporciona às bactérias e aos fungos mais superfícies nas quais atuar e aumenta a taxa de decomposição.

As bactérias e os fungos representam um papel importante na decomposição porque ajudam a converter a matéria orgânica em nutrientes inorgânicos. Os fungos representam um papel especial porque suas hifas podem penetrar nos tecidos das folhas e da madeira que os grandes detritívoros e as bactérias não conseguem. Se você esteve alguma vez caminhando por uma floresta, pode ter visto corpos frutificantes de muitos fungos diferentes, incluindo o impressionante orelha-de-pau, que emerge dos lados de árvores mortas (Figura 21.14). Alguns fungos e bactérias podem decompor a celulose e a lignina, dois grandes componentes da matéria orgânica que poucos outros organismos são capazes de decompor. Eles secretam enzimas que decompõem a matéria vegetal em açúcares e aminoácidos simples que eles absorvem.

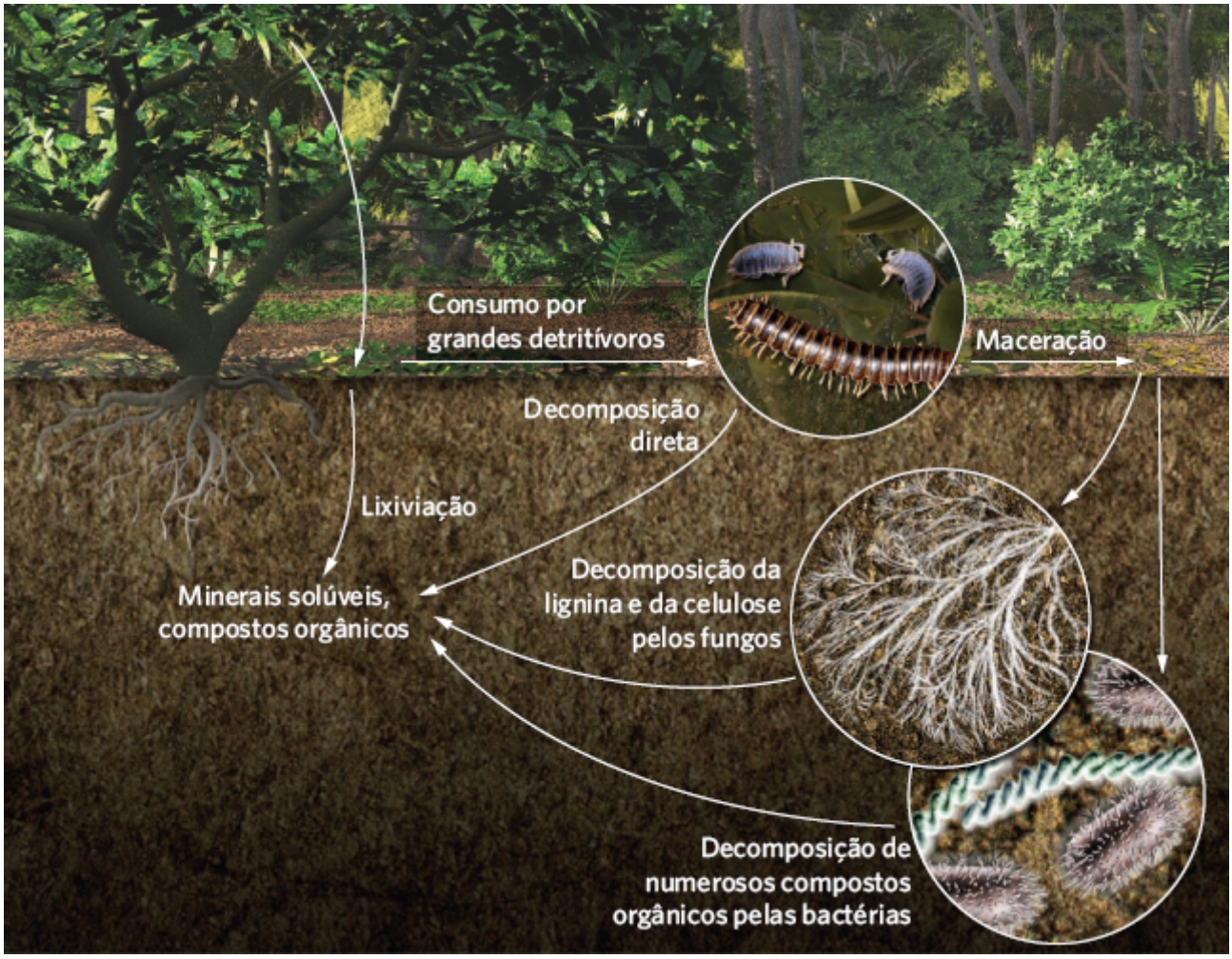


Figura 21.13 Decomposição da matéria orgânica. A matéria orgânica se decompõe pela ação da lixiviação pela água, do consumo pelos invertebrados, mineralização pelos fungos e mineralização pelas bactérias.

Nos ecossistemas terrestres, 90% de toda a matéria vegetal produzida em um determinado ano não é consumida diretamente pelos herbívoros, mas em algum momento decomposta. Muitas plantas reabsorvem partes dos nutrientes de suas folhas antes de caírem. A biomassa vegetal morta acima do solo, combinada com a matéria orgânica de animais mortos e os rejeitos animais, caem na superfície do solo, de onde os nutrientes são lixiviados. Os detritívoros decompõem a matéria orgânica em partes menores e os decompositores a decompõem ainda mais. Aqui a decomposição é principalmente aeróbica, e as raízes das plantas e seus fungos micorrizais associados têm acesso imediato aos nutrientes liberados pelos decompositores.

Como o crescimento e a decomposição das plantas são processos bioquímicos, os ciclos dos nutrientes entre os produtores e os decompositores nos ecossistemas terrestres são influenciados pela temperatura, pH e umidade. A taxa de decomposição também é afetada pela fração de carbono e nitrogênio na matéria orgânica. Como discutimos no Capítulo 20, a diferença na estequiometria do alimento de um organismo pode afetar seu consumo e o número de consumidores que podem ser sustentados pelo suprimento de alimentos. No caso da decomposição, se os decompositores requerem grandes

quantidades de nitrogênio, uma disponibilidade baixa de nitrogênio na matéria orgânica pode reduzir as taxas de decomposição.

Um estudo da decomposição de folhas na Costa Rica proporciona *insights* de como os diversos fatores afetam a taxa de decomposição. Naquele estudo, os pesquisadores coletaram folhas recentemente caídas de 11 espécies de árvores tropicais e as colocaram em sacos porosos que foram posicionados no solo da floresta onde os invertebrados tinham acesso às folhas enquanto elas permaneciam no saco. Esses invertebrados cortaram as folhas em partes menores com uma área de superfície aumentada, o que facilitou uma decomposição mais rápida. Os pesquisadores pesaram os sacos das folhas em diferentes períodos durante 230 dias para determinar a taxa da decomposição foliar. Observe os dados para diversas dessas espécies na Figura 21.15A. As espécies de folha com curvas que caem mais rápido com o tempo, como a guapuruvu (*Schizolobium parahyba*), têm a taxa mais alta de decomposição. Tais espécies têm quantidades relativamente baixas de lignina e celulose, e alta solubilidade foliar, tornando possível que mais nutrientes sejam lixiviados da folha. A taxa diária de perda de massa, que denotamos *k*, pode ser calculada para cada curva. As espécies que se decompõem mais rápido têm um valor mais alto de *k*. Em "Análise de dados em Ecologia | Cálculo das taxas de decomposição das folhas", discutiremos esses cálculos com mais detalhes.

Para examinar como os atributos das folhas afetam a taxa de decomposição, medidas novamente como a taxa diária de perda de massa (*k*), os pesquisadores se concentraram em períodos de tempo distintos: do dia 0 até o 50, quando a maior parte da decomposição ocorreria devido à lixiviação, e do dia 51 ao dia 230, quando a maior parte da decomposição seria devida aos invertebrados, fungos e bactérias. Durante os primeiros 50 dias houve uma relação positiva entre a taxa de decomposição e a fração de compostos solúveis nas diferentes espécies de folha que podem ser lixiviados, como mostrado na Figura 21.15B. Na última parte do experimento, houve uma relação negativa entre a taxa de decomposição e a razão entre a lignina e o nitrogênio, como podemos observar na Figura 21.15C. Isso significa que a espécie de folha com uma quantidade relativamente alta de lignina sofre uma decomposição mais lenta. A partir desse estudo, percebemos que a decomposição da matéria orgânica depende tanto das condições ambientais quanto dos atributos químicos da matéria orgânica.

Figura 21.14 Fungos decompondo uma árvore morta. Os fungos representam um papel-chave na decomposição da matéria orgânica nos ecossistemas terrestres ao penetrar nos tecidos mortos das plantas. Os corpos de frutificação desse orelha-de-pau (*Pleurotus ostreatus*), normalmente chamado de cogumelo, estão emergindo de uma árvore morta na Bélgica. (Fotografia de Philippe Clement/naturepl.com.)

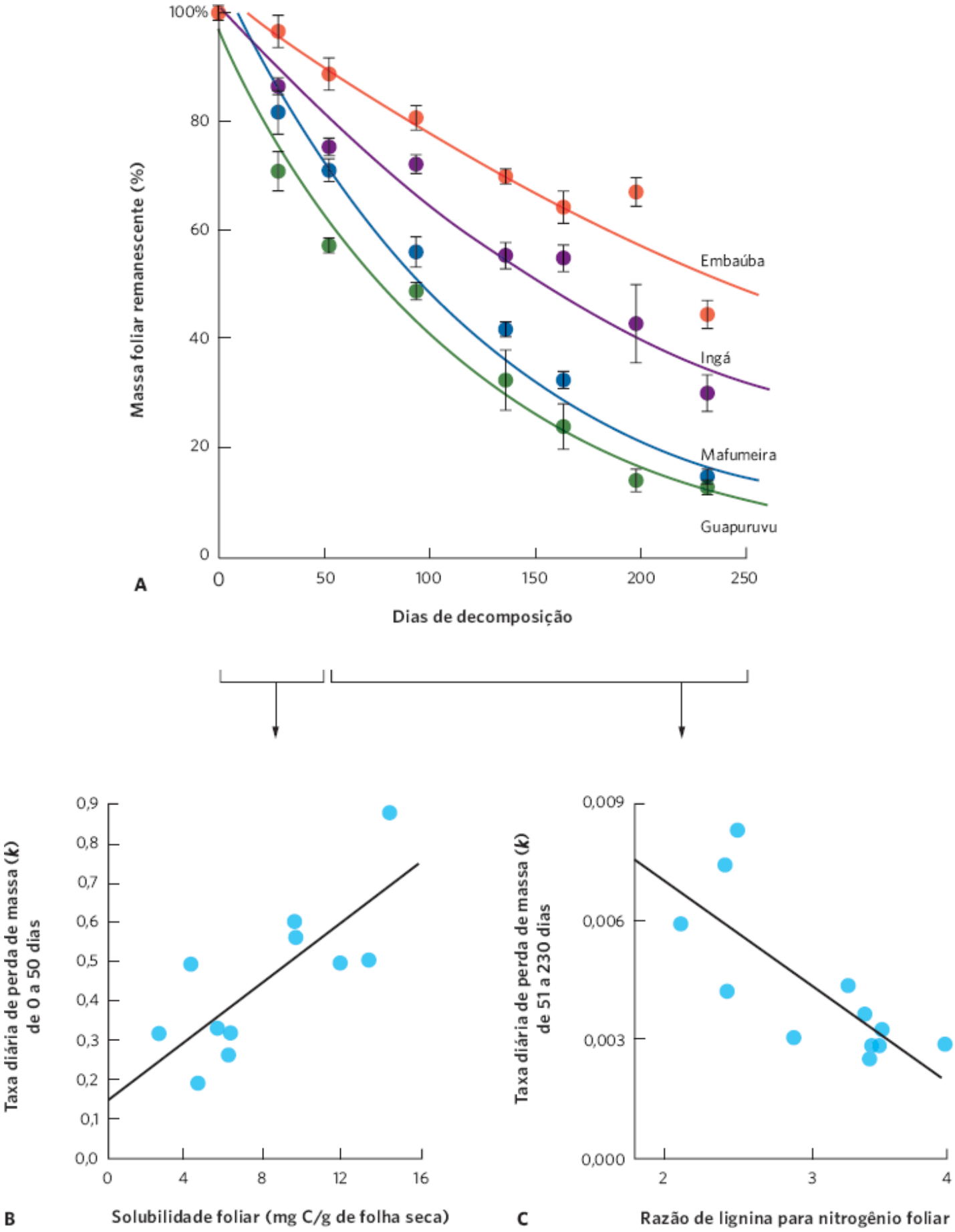


Figura 21.15 Taxas de decomposição das folhas de uma floresta tropical. Os pesquisadores coletaram recentemente folhas caídas e as colocaram em sacos furados para determinar a taxa da perda de massa diária em função do tempo na floresta. **A.** Uma amostra de 4 de 11 espécies examinadas revela um intervalo de variação de diferentes taxas de decomposição. As barras de erro são erros padrão. **B.** Durante os primeiros 50 dias de decomposição, as taxas de decomposição de 11 espécies de folhas estavam positivamente correlacionadas com a solubilidade dos compostos que poderiam ser lixiviados de cada espécie. **C.** Após 50 dias, as taxas de decomposição de 11 espécies de folhas tornaram-se consideravelmente mais baixas e negativamente correlacionadas com a quantidade de lignina em cada espécie de folha relativa à quantidade de nitrogênio. (Dados de Wieder WR *et al.* Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. *Ecology* 2009; 20: 3333-3341.)

Cálculo das taxas de decomposição das folhas

Os pesquisadores frequentemente querem examinar a taxa de decomposição da serapilheira para determinar com que rapidez os nutrientes podem ser regenerados, de maneira que estejam disponíveis para os produtores, como as algas que formam a base de uma teia alimentar aquática, as plantas que formam a base de uma teia alimentar terrestre, ou as culturas do último ano que se decompõem e proporcionam nutrientes para a plantação do ano corrente. Como temos visto, quando os pesquisadores querem estimar as taxas de decomposição das folhas para determinar quão rápido os nutrientes são regenerados nos ecossistemas, normalmente pesam amostras e as colocam em sacos furados, que são posicionados no solo onde se decompõem. Ao longo do tempo, os pesquisadores coletam, secam e pesam os sacos para determinar quanto da biomassa permanece e quanto foi decomposto. A taxa de decomposição normalmente segue uma curva exponencial negativa; inicialmente existe uma perda rápida de massa, que reduz sua velocidade com o tempo. Essa curva exponencial negativa pode ser descrita pela seguinte equação:

$$m_t = m_0 e^{-kt}$$

em que m_t é a massa da serapilheira que permanece em um determinado tempo, m_0 é a massa original da serapilheira, "e" é a base do logaritmo do natural, k é a taxa diária de perda de massa, e t é o tempo medido em dias. A constante de decaimento k é o parâmetro-chave nessa equação, porque determina a forma da curva; as folhas que se decompõem em uma taxa mais rápida têm valor maior de k.

Os ecólogos podem determinar o valor de k nessa equação com programas estatísticos de computador que determinam a curva que melhor se ajusta ao conjunto de dados para a decomposição em função do tempo. Depois que o aplicativo estatístico determina os valores para as taxas de decomposição diárias, podemos estimar a quantidade de serapilheira em qualquer ponto do tempo, desde que a decomposição ocorra sob condições ambientais semelhantes. Por exemplo, se começarmos com 100 g de folhas e $k = 0{,}01$, podemos estimar a massa de folhas que não se decompõe após 10, 50 e 100 dias:

Após 10 dias: $m_t = m_0 e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}01)(10)} = 90$ g

Após 50 dias: $m_t = m_0 e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}01)(50)} = 61$ g

Após 100 dias: $m_t = m_0 e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}01)(100)} = 37$ g

EXERCÍCIO Estime a massa remanescente de folhas que não foi decomposta após 10, 50 e 100 dias para duas outras espécies de folha, uma com taxa de decomposição diária de $k = 0{,}05$ e outra com $k = 0{,}10$.

Uma vez que os pesquisadores calcularam os valores de k para cada espécie, eles examinaram como a precipitação e os atributos das folhas afetam a taxa de decomposição foliar. Por exemplo, eles manipularam a quantidade de precipitação que parte dos sacos porosos receberam. Quando reduziram a precipitação para 50 ou 25% dos níveis normais, isso causou um declínio de 10 a 20% na taxa de decomposição.

TAXAS DE DECOMPOSIÇÃO ENTRE OSECOSSISTEMAS TERRESTRES

Como as condições ambientais são um determinante-chave para as taxas de decomposição, os ecossistemas terrestres diferem muito em suas taxas de decomposição. Estudos comparativos de florestas temperadas e tropicais mostram que os detritos nos trópicos se decompõem mais rapidamente por causa das temperaturas mais quentes e maiores quantidades de precipitação. Por exemplo, podemos comparar a quantidade de matéria vegetal morta no solo da floresta – incluindo folhas, galhos e troncos – *versus* a biomassa total da vegetação e dos detritos em uma floresta. A proporção de matéria vegetal morta é de cerca de 20% nas florestas coníferas temperadas, 5% nas florestas temperadas folhosas, e somente de 1 a 2% nas florestas úmidas tropicais. Do carbono orgânico total nos ecossistemas terrestres, mais de 50% ocorrem no solo e na serapilheira nas florestas do norte, mas menos de 25% nas florestas pluviais tropicais, onde a maior parte da matéria orgânica existe na biomassa viva.

Essas diferenças nas taxas de decomposição da serapilheira significam que as florestas tropicais têm uma proporção muito maior da matéria orgânica total na vegetação viva do que nos detritos. Isso tem implicações importantes para agricultura tropical e para a conservação. Por exemplo, quando as florestas tropicais são desmatadas e queimadas, uma grande fração de nutrientes é mineralizada pela queima e pelas altas taxas subsequentes de decomposição. Juntos, esses processos criam uma abundância de nutrientes durante os primeiros 2 a 3 anos de crescimento da plantação, mas todos os nutrientes adicionados não assimilados pelas plantações são rapidamente lixiviados. Tradicionalmente, áreas tropicais queimadas para campos de agricultura são aproveitadas por 2 a 3 anos e deixadas para sofrer uma sucessão natural por 50 a 100 anos para reconstruir a fertilidade do solo. Atualmente, muitas regiões têm populações humanas que são muito densas

para possibilitar uma rotação da agricultura em diferentes áreas ao longo de diversas décadas. Sem a rotação, os solos não podem recuperar seus nutrientes e a fertilidade da terra é rapidamente degradada.

Nos ecossistemas aquáticos, a maioria dos nutrientes regera-se nos sedimentos

Como a maior parte da ciclagem dos elementos acontece no meio aquoso, os processos bioquímicos e químicos envolvidos são semelhantes nos ecossistemas terrestres e aquáticos. Contudo, a localização da decomposição difere entre os ecossistemas terrestres e aquáticos. Nos ecossistemas terrestres, os nutrientes se regeneram próximo ao local onde são assimilados pelos produtores. Nos ecossistemas aquáticos, a maioria dos nutrientes se regenera nos sedimentos, que estão frequentemente muito abaixo das águas superficiais que contêm os produtores dominantes como o fitoplâncton. Além disso, os ecossistemas terrestres normalmente sofrem decomposição aeróbica, e os sedimentos de águas profundas dos ecossistemas aquáticos normalmente sofrem uma decomposição anaeróbica que é consideravelmente mais lenta. Nesta seção, investigaremos como acontece a decomposição nos riachos e alagados, que recebem muito de sua energia das folhas que voam para lá vindas do ambiente terrestre circundante. Examinaremos o papel importante da sedimentação nos rios, lagos e oceanos, e exploraremos como a estratificação da água afeta o movimento dos nutrientes regenerados nos lagos e oceanos.

ENTRADAS ALÓCTONES NOS RIACHOS E ALAGADOS

Como discutimos nos capítulos anteriores, os riachos e pequenos alagados florestados recebem uma porção grande de sua energia do ambiente terrestre circundante na forma de folhas mortas que caem na água. O processo de decomposição das folhas em um riacho é semelhante ao processo na terra. À medida que as folhas se assentam no fundo do riacho, o primeiro estágio é da lixiviação dos compostos solúveis, seguido pela quebra das folhas em partes menores pelos invertebrados, como os anfípodas, isópodos e tricópteros larvais. Ao mesmo tempo que as folhas são rasgadas, os fungos e as bactérias estão trabalhando para decompô-las de modo muito semelhante a como eles fazem no solo.

Como os processos são semelhantes nos ecossistemas terrestres e de riachos, talvez não seja surpresa que a taxa da decomposição foliar dependa da temperatura da água e dos atributos das folhas. Para determinar a taxa na qual as folhas se decompõem nas correntes, os ecólogos aquáticos seguem um protocolo que é semelhante ao usado pelos ecólogos terrestres. Eles coletam folhas recentemente caídas e colocam uma quantidade já pesada de folhas secas em um saco furado, que é submergido no riacho. O saco furado possibilita que os invertebrados aquáticos entrem nele sem que qualquer parte de suas folhas seja perdida. Ao longo do tempo, os sacos são removidos do riacho, secados e repesados para determinar a quantidade de massa foliar que permanece.

Para determinar como os atributos das folhas afetam as taxas de decomposição, os pesquisadores colocaram sacos perfurados de nove espécies de folhas em um riacho, localizado na Floresta Negra, Alemanha, e removeram os sacos ao longo do tempo. As nove espécies de folhas diferiram bastante em seu conteúdo de nitrogênio, fósforo e lignina. Os pesquisadores descobriram que a taxa de decomposição foliar não estava relacionada com a quantidade de nitrogênio ou fósforo nas folhas, mas fortemente associada a seu conteúdo de lignina, como mostrado na Figura 21.16A.

Os pesquisadores também estavam interessados em saber como os invertebrados eram importantes para o processo de decomposição. Para responder a essa questão, eles colocaram um segundo conjunto de folhas em sacos furados de malhas mais finas que impediam os invertebrados de entrar. Como você pode ver na Figura 21.16B, a decomposição foliar foi cerca de 20% maior nos sacos em que os invertebrados podiam entrar.

Os pequenos alagados que existem nas florestas também recebem uma grande parcela de sua energia das folhas. Semelhantes às folhas nos riachos, a decomposição de folhas em alagados de floresta está amplamente relacionada com conteúdo de lignina. Além disso, a taxa de decomposição das folhas tem efeitos dispersos em toda a teia alimentar e no funcionamento do ecossistema.

DECOMPOSIÇÃO E SEDIMENTAÇÃO DOS RIOS,LAGOS E OCEANOS

Na maioria dos rios, lagos e oceanos, a matéria orgânica cai para o fundo e se acumula em camadas profundas de sedimentos. Embora alguns nutrientes sejam reciclados nas águas superficiais quando os animais excretam rejeitos, ou quando os micróbios nas águas de superfície decompõem a matéria orgânica, a maior parte da matéria orgânica afunda até os sedimentos. Consequentemente, a maioria dos nutrientes deve vir dos sedimentos, embora retornem lentamente para as águas produtivas da superfície.

O processo de regeneração de nutrientes nos sedimentos dos ecossistemas aquáticos nos possibilita compreender muitos padrões da produtividade do ecossistema. Por exemplo, você pode lembrar-se do Capítulo 20, de que os ecossistemas aquáticos menos produtivos são os oceanos profundos, o bento está distante das águas de superfície (ver Figura 20.6). Os

oceanos rasos são mais produtivos, em parte porque os sedimentos estão mais próximos da superfície e, portanto, conseguem regenerar os nutrientes mais rapidamente através da decomposição. A ressurgência das águas dos sedimentos profundos até a superfície traz nutrientes do local de regeneração para o local da produtividade algal. Além disso, algumas das regiões mais produtivas dos oceanos ocorrem na ressurgência das águas ao longo das costas dos continentes, onde as correntes trazem do fundo as águas ricas em nutrientes até a superfície (ver Figura 5.11).

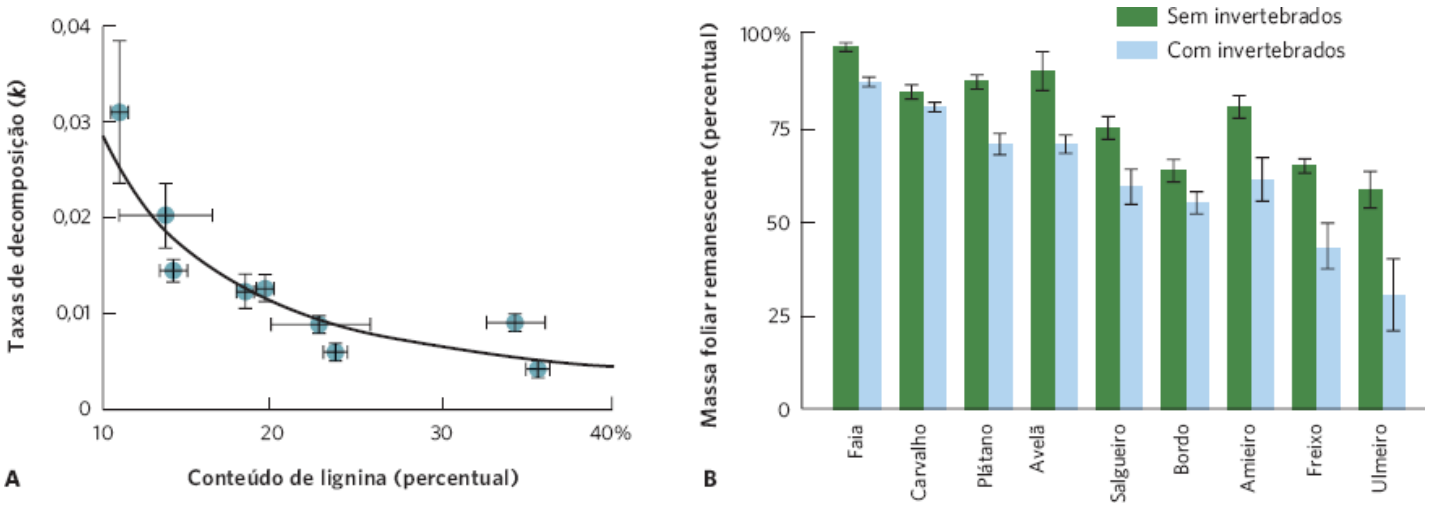


Figura 21.16 Decomposição foliar no riacho. **A.** Quando nove espécies de folhas em sacos furados foram adicionadas a um riacho na Alemanha, a taxa de decomposição foi mais lenta nas espécies de folhas que continham mais ligninas em seus tecidos. **B.** Os pesquisadores também avaliaram a contribuição dos invertebrados aquáticos para a decomposição foliar usando sacos de folhas de malha grossa e malha fina. Após 55 dias, as folhas nos sacos de malha fina, que excluíram os invertebrados, sofreram uma decomposição 20% menor, comparados com os sacos de malha grossa, tornando possível a penetração pelos invertebrados. As barras de erro são erros padrão. (Dados de Schindler MH, Gessner MO. Functional leaf traits and biodiversity effects on litter decomposition in a stream. *Ecology* 2009; 90: 1641-1649.)

ESTRATIFICAÇÃO DE LAGOS E OCEANOS

A estratificação na água, um fenômeno que discutimos no Capítulo 6, afeta ainda mais a disponibilidade de nutrientes nos ecossistemas aquáticos. A mistura vertical da água dos sedimentos até a superfície pode ser impedida sempre que as águas da superfície apresentam uma temperatura diferente e, portanto, uma densidade diferente da água nas partes mais profundas. A mistura vertical pode afetar a produção primária de duas formas opostas. De um lado, a mistura pode trazer águas profundas ricas em nutrientes para a superfície, onde o fitoplâncton pode utilizá-los. Por outro, a mistura pode carrear fitoplâncton para o fundo, onde ele não pode se sustentar devido às baixas condições de luminosidade. Sob essas condições, a produção primária pode ser completamente interrompida nas águas profundas e pouca produção primária ocorrerá nas águas ricas em nutrientes da superfície.

A estratificação acontece nos lagos temperados e tropicais quando as águas de superfícies se aquecem com a luz do Sol do verão, enquanto as águas mais profundas permanecem frias e densas. Essa estratificação não acontece nos lagos polares porque suas superfícies nunca se aquecem o bastante. Nos estuários e oceanos, a estratificação da água acontece quando uma entrada de água doce e menos densa dos rios ou de derretimento de geleiras está posicionada acima de uma camada de água oceânica salgada mais densa.

Ocasionalmente, os ecossistemas estratificados sofrem períodos de mistura vertical. Por exemplo, os lagos temperados na primavera e no outono sofrem mudanças na temperatura da superfície, que em algum momento será igualada às temperaturas das águas profundas. Quando as temperaturas se tornam iguais, os ventos da primavera e do outono que sopram ao longo da superfície dos lagos fazem com que todo o lago se misture. A mistura também pode acontecer nos oceanos. Em áreas onde as águas de superfície são menos salgadas do que as do fundo, a luz do Sol pode fazer com que, lentamente, as águas da superfície evaporem e deixem o sal para trás. Em algum ponto, as águas da superfície se tornam mais salgadas do que as do fundo e assim afundam, fazendo as águas oceânicas circularem.

Neste capítulo, aprendemos que os elementos ciclam dentro e entre os ecossistemas, e que essa ciclagem determina a disponibilidade de elementos para os organismos. Também vimos que as atividades humanas comumente afetam os ciclos dos elementos de formas danosas ao funcionamento do ecossistema, e como os elementos se regeram através da intemperização e da decomposição da matéria orgânica. Em "Ecologia hoje | Correlação dos conceitos" aplicaremos esses conceitos para compreender como o desmatamento e as mudanças globais alteram o funcionamento de toda uma floresta.

CICLAGEM DOS NUTRIENTES EM NEW HAMPSHIRE

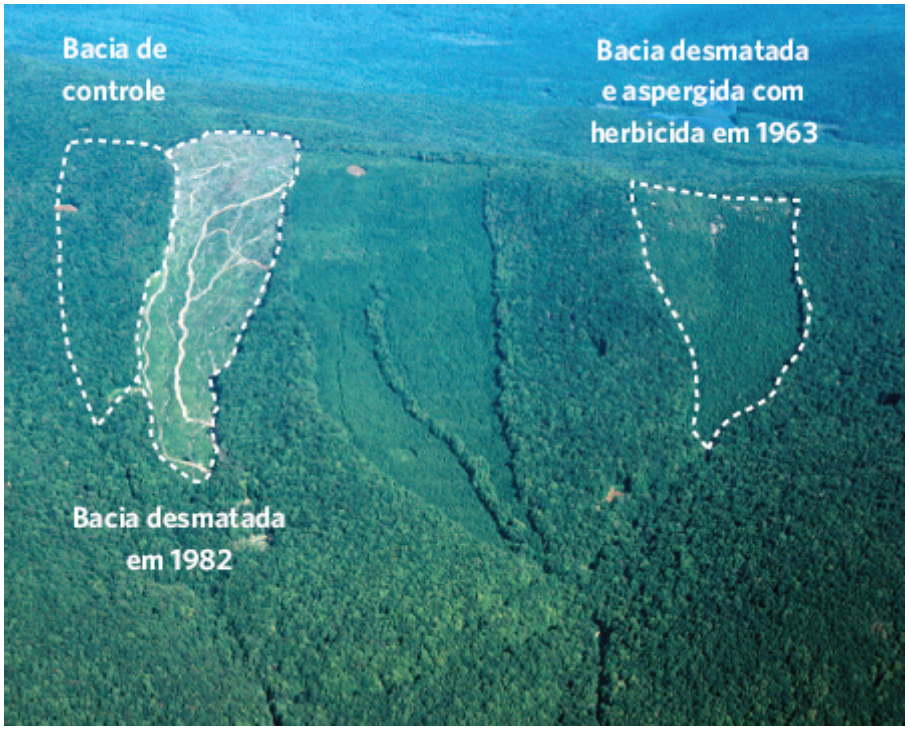
Monitoramento dos fluxos de nutrientes de uma bacia hidrográfica. Na Floresta Experimental de Hubbard Brook em New Hampshire, os solos situam-se sobre a rocha matriz que impede a percolação da água, tal que todos os nutrientes desviados dos solos são direcionados para os riachos que drenam para a bacia. No fundo da bacia, os pesquisadores construíram um dispositivo de coleta para monitorar os volumes de água e o fluxo de nutrientes da bacia. (Fotografia de US Forest Service, Northern Research Station.)

Como vimos neste capítulo, os produtores representam um papel-chave na assimilação de nutrientes do ambiente e na manutenção dos nutrientes em seus tecidos para serem passados para os consumidores e decompositores. Contudo, avaliar o grau no qual as plantas afetam o ciclo dos nutrientes no ecossistema é uma tarefa difícil, em parte porque os ecossistemas são grandes e complexos. Há 50 anos, os pesquisadores na Floresta Experimental de Hubbard Brook, em New Hampshire, enfrentaram esse desafio selecionando diversas bacias florestadas, e desmataram parte delas. Então monitoraram os diversos modos como os nutrientes se moviam em cada bacia.

A Floresta Experimental de Hubbard Brook foi um local ideal para este grande experimento. Uma camada de rocha impenetrável sob o solo impede a percolação da água para os lençóis freáticos mais profundos. Por causa disso, toda a precipitação caindo na bacia é assimilada pelas plantas ou passa pelo solo, e entra nos riachos que deixam a bacia. Portanto, toda a água e os nutrientes não retidos pelas plantas ou pelo solo saem da bacia pelos riachos, possibilitando aos pesquisadores monitorar os riachos para medir a quantidade de água e nutrientes deixando o ecossistema.

Em 1962, um experimento maciço foi iniciado, no qual os pesquisadores removeram todas as árvores de uma bacia inteira, e a aspergiram com herbicidas por diversos anos para suprimir todo o crescimento vegetal. Como um controle, as bacias adjacentes não foram desmatadas. Desde então, os ecólogos têm rastreado como o ecossistema respondeu a essa perturbação.

Sem plantas para assimilar a água e os nutrientes, o movimento dos elementos no ecossistema com a supressão das plantas mudou drasticamente. Por exemplo, a quantidade de água deixando a bacia nos riachos aumentou diversas vezes. Além disso, como os nitratos disponíveis no solo não estavam mais sendo usados pelas plantas, houve um grande aumento na quantidade de nitratos que lixiviaram do solo para as águas dos riachos. Nas florestas que não foram desmatadas, houve um ganho líquido do nitrogênio do solo ao longo do tempo em uma taxa de 1 a 3 kg/ha; esse aumento veio da precipitação e da fixação do nitrogênio. Contudo, na bacia desmatada houve uma perda líquida de nitrogênio em uma taxa de 54 kg/ha. Como os nitratos não se ligam muito bem ao solo, eles foram lixiviados do solo para os riachos após o desmatamento.



Desmatamento da bacia. Para determinar a função das plantas na ciclagem dos nutrientes, pesquisadores da Floresta Experimental de Hubbard Brook desmataram uma bacia inteira e aplicaram herbicidas por diversos anos para impedir o crescimento das plantas. Outras bacias foram desmatadas, e foi possibilitado que as plantas as repovoassem, enquanto ainda outras foram deixadas intocadas como controle. (Fotografia de US Forest Service, Northern Research Station.)

Muitos outros nutrientes também foram afetados pelo desmatamento. Por exemplo, os pesquisadores rastrearam o movimento dos íons cálcio que vinham da precipitação e da intemperização da rocha matriz. Eles descobriram que a grande maioria dos íons cálcio vinha da decomposição dos detritos, enquanto menos de 10% do cálcio vinha da intemperização. Quando a região sofreu anos de chuva ácida, as entradas de cálcio da precipitação e da intemperização não puderam manter o passo com o cálcio que lixiviava do solo. Consequentemente, a floresta sofreu uma perda líquida de cálcio.

Atualmente, a Floresta Experimental de Hubbard Brook continua a proporcionar *insights* na ciclagem de nutrientes. Por exemplo, em 2012 os pesquisadores relataram que em um período de 5 décadas, a quantidade de nitrato deixando as bacias florestadas pelos riachos declinou a cada ano em mais de 90%. Eles criaram a hipótese de que esse declínio poderia ocorrer devido a mudanças na composição de espécies das árvores, mudança climática, ou uma recuperação de eventos passados que removeram muitas árvores. Quando examinaram essas alternativas, descobriram que mudanças na composição das espécies de árvore somente contribuíram com uma pequena parte para a redução de nitratos deixando a bacia. Atualmente, a floresta tem menos árvores de bordo-de-açúcar, que têm folhas que se decompõem e liberam nitratos rapidamente, e mais árvores de faia, que têm folhas que se decompõem e liberam nitratos lentamente. Os pesquisadores determinaram que a mudança climática foi responsável por cerca de 40% da redução dos nitratos nos riachos; temperaturas mais quentes no fim do outono e início da primavera em anos recentes deram às plantas um tempo maior para assimilar os nitratos; assim, menos nitratos foram desviados do solo para dentro dos riachos.

Os pesquisadores se surpreenderam ao descobrir que 50 a 60% da redução dos nitratos ao longo das 5 décadas deveram-se a uma recuperação de perturbações históricas, que definiram como eventos que removeram mais de 90% das árvores. Em Hubbard Brook, esses eventos incluem desmatamentos que aconteceram em 1906 e 1917, um furacão em 1938 e uma tempestade de gelo em 1998. Do mesmo modo que vimos com o desmatamento de uma bacia em 1962, qualquer remoção de árvores causa uma perda a curto prazo de nitratos dos solos e para dentro dos riachos. À medida que a floresta começa a se recuperar, o solo se recupera e retém uma parcela maior de nitratos disponíveis. À medida que o solo acumula nitratos, a quantidade de nitratos lixiviados para os riachos declina.

O experimento a longo prazo em Hubbard Brook nos mostrou como os eventos naturais e as atividades humanas podem alterar drasticamente o movimento de elementos dentro e entre os ecossistemas, produzindo grandes consequências para os ecossistemas terrestres e aquáticos.

Fontes: Likens GE. Some perspectives on long-term biogeochemical research from the Hubbard Brook Ecosystem Study. *Ecology* 2004; 85:2355-62.
Bernal S *et al*. Complex response of the florest nitrogen cycle to climate change. *PNAS* 2012; 109:3406-11.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **O ciclo hidrológico transporta muitos elementos através dos ecossistemas.** A água evapora dos corpos de água, do solo e das plantas, e se transfere como vapor de água para atmosfera. Esse vapor se condensa em nuvens e por fim cai de volta na Terra como precipitação que pode ser assimilada pelas plantas, escoar através da superfície do solo ou se infiltrar no lençol freático. Essa água se move para os riachos e lagos, e por fim encontra seu caminho de volta aos oceanos. Os humanos

podem alterar esse ciclo reduzindo a infiltração devido à construção de superfícies impermeáveis, desmatando florestas e aumentando o escoamento superficial, e causando o aquecimento global que aumenta a taxa de evaporação.

■ **O ciclo do carbono está intimamente relacionado com o movimento da energia.** O carbono existe na atmosfera na forma de CO_2 que pode ser usado pelos produtores terrestres, e após se dissolver na água, utilizado pelos produtores aquáticos. Os produtores, consumidores, carniceiros, detritívoros e decompositores nos ecossistemas terrestres e aquáticos podem produzir CO_2 quando respiram. O carbono também pode deixar a água por meio da sedimentação e ser soterrado tanto no fundo da água quanto do solo. O carbono soterrado pode ser extraído na forma de combustíveis fósseis, e a queima desses combustíveis e a combustão de matéria orgânica durante os incêndios liberam CO_2 para a atmosfera. Seres humanos podem alterar esse ciclo principalmente afetando a extração e a queima do carbono.

■ **O nitrogênio circula através dos ecossistemas de maneiras muito diferentes.** O gás nitrogênio na atmosfera pode ser convertido em amônia e nitrato pelas descargas elétricas, bactérias fixadoras de nitrogênio e fabricação de fertilizantes. Os produtores podem coletar essas formas de nitrogênio e assimilá-las. Esse nitrogênio é então transferido através das teias alimentares terrestres e aquáticas. Durante a decomposição, o nitrogênio nos organismos e seus rejeitos podem ser convertidos em amônia pelo processo da mineralização que, por sua vez, pode ser transformada em nitrito e nitrato por meio do processo de nitrificação. Nitratos podem ser convertidos em óxido nitroso e gás nitrogênio pelo processo da desnitrificação. Os humanos alteram esse ciclo principalmente pela produção e aplicação de grandes quantidades de fertilizantes e queima de combustíveis fósseis, o que produz óxido nítrico no ar que, em seguida, se mistura com a precipitação e cai de volta ao solo em forma de nitratos. Essas atividades alteram a fertilidade dos ambientes terrestres e aquáticos.

■ **O ciclo do fósforo se move entre a terra e água.** A maior parte do fósforo é liberada pela intemperização das rochas. Esse fósforo é assimilado pelos produtores terrestres e aquáticos, que passa para os consumidores, carniceiros, detritívoros e decompositores. O fósforo das excreções e os organismos decompostos se dissolvem na água do solo ou na água dos riachos, rios, lagos e oceanos. No oceano, o fósforo se precipita até os sedimentos que são lentamente convertidos em rochas. Os humanos afetam o ciclo do fósforo principalmente pela mineração de rochas para a produção de fertilizantes. Esse fertilizante rico em fósforo pode alterar a fertilidade dos *habitats* terrestres e aquáticos e causar *blooms* algais.

■ **Nos ecossistemas terrestres, a maioria dos nutrientes regenera-se no solo.** Os nutrientes nos ecossistemas terrestres são principalmente regenerados nos solos. Alguns nutrientes tais como o fósforo são regenerados pela intemperização das rochas, e todos os nutrientes são regenerados pela decomposição de matéria orgânica morta. Como as taxas de decomposição são mais rápidas sob temperaturas e precipitação maiores, os ecossistemas têm taxas de decomposição altas e baixas quantidades de matéria orgânica morta. Os ecossistemas boreais e outros ecossistemas frios têm baixas taxas de decomposição e grandes quantidades de matéria orgânica morta.

■ **Nos ecossistemas aquáticos, a maioria dos nutrientes regenera-se nos sedimentos.** Em muitos riachos e alguns alagados, as entradas alóctones de folhas do ambiente terrestre circundante são a grande fonte de nutrientes. A taxa de decomposição foliar é determinada principalmente pela temperatura da água e o conteúdo de lignina das folhas. Nos rios, lagos e riachos, boa parte da matéria orgânica pode se assentar no fundo da água, nos seus sedimentos, onde elas se decompõem. Quando os lagos e oceanos estratificam, o movimento dos nutrientes que foram liberados pela decomposição é prejudicado em seu movimento para as águas de superfície mais produtivas. Embora o nitrogênio e o fósforo sejam os nutrientes mais comumente limitantes nos ecossistemas aquáticos, algumas regiões do oceano são limitadas pela disponibilidade de outros nutrientes, incluindo o silício e o ferro.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Como a energia do Sol determina o movimento da água dos oceanos para os continentes e de volta para os oceanos?

2. Como o oceano poderia reduzir os efeitos da queima de combustíveis fósseis sobre as concentrações de CO_2 na atmosfera?

3. Por que o gás metano é normalmente produzido nos pântanos?

4. Dado que o fundo do oceano é anaeróbico, que processo no ciclo do nitrogênio é mais provável de ocorrer nesse local?

5. Como as bactérias fixadoras de nitrogênio, que vivem em simbiose com uma planta, podem afetar os tipos de ambientes nos quais a planta poderia viver?

6. Por que a intemperização da rocha matriz é responsável por uma fração pequena dos nutrientes disponíveis para as plantas?

7. Por que os solos tropicais e temperados têm taxas diferentes de regeneração de nutrientes?

8. Explique por que os solos cultivados no Canadá boreal retêm seus nutrientes por muito mais anos do que os solos cultivados na América do Sul tropical.

9. Por que o aquecimento global poderia causar a liberação de CO_2 dos solos florestados boreais?

10. O que é a cadeia de eventos na qual o despejo de esgoto *in natura* no rio Mississippi leva a mortandade de peixes na zona morta do Golfo do México?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | DECOMPOSIÇÃO DE MATÉRIA ORGÂNICA

Como vimos neste capítulo, a matéria orgânica morta normalmente se decompõe em um padrão que segue uma curva exponencial negativa. Para estudar as taxas de decomposição das folhas em um riacho, os cientistas colocaram sacos de folhas no local e os recuperaram ao longo do tempo. Eles conduziram três réplicas desse experimento, e obtiveram os dados mostrados na tabela.

Para cada espécie de serapilheira foliar, calcule a quantidade média de serapilheira remanescente em cada ponto do tempo, e então plote a quantidade média de serapilheira remanescente ao longo do tempo usando um gráfico de pontos.

	MASSA DE SERAPILHEIRA FOLIAR (g)				
	0 DIA	10 DIAS	30 DIAS	60 DIAS	100 DIAS
			BORDO		
RÉPLICA 1	100	64	32	23	12
RÉPLICA 2	100	60	30	20	10
RÉPLICA 3	100	56	27	18	8
			CEREJA		
RÉPLICA 1	100	80	60	40	30
RÉPLICA 2	100	78	63	44	33
RÉPLICA 3	100	83	58	38	25

*N.T.: Aproximadamente o tamanho do estado do Sergipe.

CAPÍTULO 22

Ecologia de Paisagem, Biogeografia e Biodiversidade Global

Diversidade de espécies no sul da África. A região de Cape Floristic, na ponta sudoeste do sul da África, tem uma riqueza de espécies de plantas anormalmente alta. (Fotografia de Hoberman/UIG/age fotostock.)

A Magnífica Biodiversidade da Região de Cape Floristic

A região de Cape Floristic na ponta sudoeste da África é o lar de mais de 9.000 espécies de plantas, o que a torna um dos lugares de maior riqueza de espécies da Terra. Para comparação, a Flórida tem aproximadamente o mesmo tamanho e está posicionada na mesma latitude, mas tem somente em torno de 4.200 espécies de plantas. Mais ainda, quase 70% das espécies de plantas no Cabo não são encontradas em nenhum outro lugar da Terra.

Por que essa região é um *hotspot* tão incrível de biodiversidade? Uma pesquisa sobre as filogenias da maioria dos gêneros de plantas e famílias ricas em espécies revelou que todos os seus ancestrais originaram-se na região do Cabo. Portanto, a evolução de tantas espécies está um tanto quanto conectada com fatores existentes no sudoeste da África. Para alguns cientistas, há hipóteses de que a alta diversidade da região seja um resultado de mudanças históricas no clima. Há cerca de 5 milhões de anos, como as posições dos continentes no mundo estavam mudando, o clima na região de Cape Floristic tornou-se mais frio e mais seco. Talvez essas mudanças no clima tenham favorecido um período de rápida especiação nas plantas. Contudo, quando os pesquisadores testaram essa hipótese, examinando quando os eventos de

especiação ocorreram nas filogenias das plantas, descobriram que boa parte dela tinha data anterior às mudanças no clima. Assim, a hipótese do clima foi refutada.

> **"A heterogeneidade de solos oferecia uma diversidade de condições de *habitat* que favoreceram a evolução de novas espécies."**

Outros cientistas propuseram que a grande diversidade da região seja resultado da existência de plantas com polinizadores altamente especializados e períodos de inflorescência curtos. Ambos os fatores possibilitariam às populações das espécies de plantas existentes tornarem-se reprodutivamente isoladas umas das outras, e assim divergir geneticamente ao longo do tempo. Isso favoreceria uma taxa aumentada de especiação. Os pesquisadores testaram essa ideia, determinando se espécies proximamente aparentadas diferiam mais no tempo de florescência ou em seus polinizadores que esperaríamos ocorrer de maneira aleatória. Se essas diferenças ocorressem mais do que seria esperado, isso sugeriria que elas foram o fator determinante na evolução de novas espécies a partir de um ancestral comum. Em 2011, os pesquisadores também refutaram essa hipótese quando descobriram que plantas muito aparentadas frequentemente tinham tempos de florescência parecidos e utilizavam polinizadores semelhantes.

Uma hipótese final propôs que a topografia montanhosa da região criou condições que favoreciam a evolução de novas espécies de plantas. Essa topografia contém uma enorme heterogeneidade nos tipos de solo, que favoreceriam a evolução de novas espécies adaptadas a eles. Em apoio a essa hipótese, os pesquisadores descobriram que espécies proximamente aparentadas de plantas preferiam tipos de solos muito diferentes. Essas preferências sugeriram que a heterogeneidade de solos oferecia uma diversidade de condições de *habitat* que favoreceram a evolução de novas espécies. Dois outros fatores também contribuíram para a diversidade de plantas na região. Como muitas áreas montanhosas são isoladas, as populações em evolução também seriam reprodutivamente isoladas, favorecendo ainda mais a divergência evolutiva dos coespecíficos vivendo em outras áreas. Além disso, pelos últimos vários milhões de anos, o clima na região tem permanecido estável; isso tem reduzido a taxa de extinção de espécies, o que contribuiu para um alto número de espécies no presente.

A história da região de Cape Floristic demonstra a importância de explorar as causas históricas da riqueza de espécies. Ela ilustra como a diversidade de *habitat* facilita a diversidade de espécies, e realça o fato de que nós, eventualmente, precisamos pensar sobre a ecologia em escalas espaciais maiores, a fim de compreender a distribuição e a composição das espécies na Terra. Neste capítulo, exploraremos a ecologia em escalas espaciais grandes para examinar a distribuição das espécies através das paisagens e por todo o mundo.

Fonte: Schnitzler J *et al*. Causes of plant diversification in the Cape Biodiversity Hotspot of South Africa. *Systematic Biology* 2011;60: 343-357.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A ecologia de paisagem examina os padrões e processos ecológicos em grandes escalas espaciais.
- O número de espécies aumenta com a área.
- A teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas incorpora tanto a área quanto o isolamento.
- Em uma escala global, a biodiversidade é maior próximo ao equador e declina em direção aos polos.
- A distribuição de espécies no mundo é afetada pela história da Terra.

Ao longo de todo este livro, descrevemos o papel das condições físicas e das interações de espécies em lugares particulares. Temos visto como esses fatores podem afetar a ecologia dos indivíduos, das populações, das comunidades e dos ecossistemas. Quando exploramos esses tópicos, frequentemente achamos útil focalizar em áreas relativamente homogêneas de terra ou água. Contudo, à medida que nos movemos pelas paisagens e continentes, observamos que os ecossistemas terrestres e aquáticos variam de lugar para lugar. Neste capítulo, consideraremos áreas muito maiores, de paisagens que incluem diversos *habitats,* até continentes inteiros que contêm uma série de climas. Considerando essa abordagem de macroescala, nossa meta é compreender o motivo de encontrarmos quantidades e, frequentemente, tipos muito diferentes de espécies em lugares distintos por todo o planeta, e por que, às vezes, encontramos tipos muito semelhantes de espécies em continentes muito distantes um do outro. Uma vez compreendidos os padrões de biodiversidade, podemos entender os processos que afetam a diversidade e desenvolver planos para conservá-la, que é o tópico do próximo capítulo.

A ecologia de paisagem examina os padrões e processos ecológicos em escalas espaciais grandes

Se você olhasse através de uma paisagem ampla da janela de um avião, seja em montanhas da região do Cape Floristic ou em qualquer outro lugar, certamente, veria uma diversidade de *habitats* terrestres e aquáticos constituindo uma grande

variação de tamanhos e formatos (veja a Figura 4.2). O campo da **ecologia de paisagem** considera o arranjo espacial dos *habitats* em diferentes escalas, e examina como eles influenciam os indivíduos, as populações, as comunidades e os ecossistemas. Nesta seção, discutiremos as fontes da heterogeneidade de *habitat* e como essa heterogeneidade gera biodiversidade local e regional.

CAUSAS DA HETEROGENEIDADE DO HABITAT

A atual heterogeneidade de *habitat* reflete os eventos recentes históricos causados tanto por forças naturais quanto por atividades humanas. As causas naturais da heterogeneidade de *habitat* incluem eventos geológicos, tais como a erupção de vulcões e o avanço e o recuo das geleiras através dos continentes. Esses eventos deixam suas marcas na paisagem ao mover grandes quantidades de rocha e solo, e ao criar corpos de água e, mais tarde, mudar suas posições.

Ecologia de paisagem O campo de estudo que considera o arranjo espacial dos *habitats* em diferentes escalas e examina como eles influenciam os indivíduos, as populações, as comunidades e os ecossistemas.

As influências de longa duração de processos históricos na ecologia atual de uma área são conhecidas como **efeito de herança**. Um interessante efeito de herança das geleiras que pode ser observado atualmente é a presença de *eskers*, que são os remanescentes de correntes tortuosas longas de água que uma vez fluíram por baixo ou por dentro das geleiras. Com o tempo, essas correntes glaciais depositaram solos e rochas em suas trajetórias. Após as geleiras derreterem, esses antigos cursos de água apareceram como cristas longas e tortuosas (Figura 22.1). Tais cristas abrigam diferentes *micro-habitats*, que favorecem comunidades únicas de plantas e animais.

As forças naturais continuam a causar heterogeneidade de *habitat* nos tempos modernos. Tanto nas escalas locais quanto nas regionais, catástrofes como tornados, furacões, inundações, deslizamentos e incêndios podem alterar a estrutura da vegetação, o que causa mudanças nas populações e comunidades que dependem dela. Embora eventos catastróficos tenham sempre ocorrido naturalmente, a atividade humana os tem influenciado; por exemplo, a frequência da intensidade dos incêndios tem mudado ao longo dos anos na área e no entorno do Parque Nacional de Yellowstone. Os incêndios naturais foram amplamente suprimidos através de boa parte do século 20. Durante o verão de 1988, contudo, centenas de incêndios foram disparados, tanto por atividades humanas quanto por causas naturais, como descargas elétricas atmosféricas. A maioria dos incêndios queimou áreas relativamente pequenas, de menos de 40 ha, mas uns poucos incêndios queimaram áreas muito maiores. No total, cerca de 500.000 ha queimaram, deixando um mosaico de manchas queimadas e não queimadas por toda a grande paisagem de Yellowstone (Figura 22.2). Os padrões de queima na paisagem dependem de onde os incêndios começaram, assim como das características da paisagem, como a quantidade de serapilheira vegetal combustível e os padrões locais de vento.

Figura 22.1 Efeito de herança natural da paisagem. Este *esker* próximo do lago Whitefish, território do Noroeste, Canadá, longo e sinuoso, foi formado por uma corrente de água que uma vez correu através de uma geleira de milhares de metros de espessura. As partículas do solo se depositaram no leito da corrente, que atualmente forma uma crista longa de terra, que é o *esker*. (Fotografia de Gramber Photography/age footstock.)

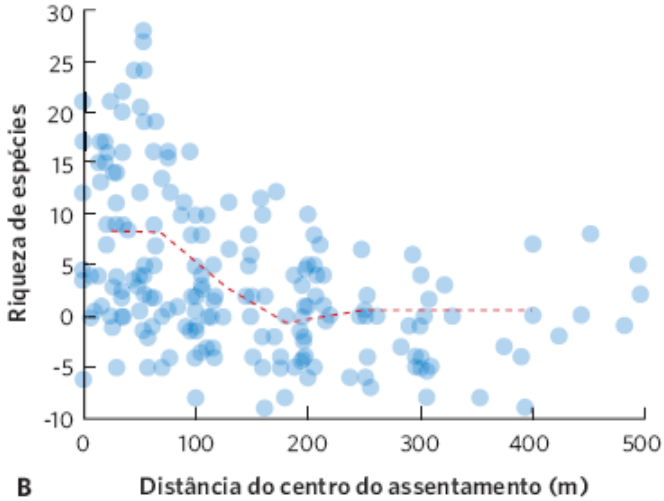
Figura 22.2 Heterogeneidade de habitat após o incêndio. No Parque Nacional de Yellowstone, centenas de incêndios queimaram áreas do parque e deixaram para trás uma mistura heterogênea de manchas queimadas e não queimadas. (Fotografia de NPS Photo.)

Como vimos no Capítulo 18, alguns animais (como castores e aligátores) são engenheiros de ecossistemas e podem alterar o *habitat* em uma paisagem. Os humanos são os engenheiros de ecossistemas mais extensivos; eles constroem casas, escritórios e fábricas, represas e canais de irrigação, canalizam vias aquáticas para melhorar a navegação e desmatam florestas para obter madeira, papel e agricultura. O desmatamento proporciona um exemplo particularmente claro de uma atividade humana que produz um mosaico de tipos de *habitat* ao longo da paisagem. No oeste dos EUA, é uma prática comum desmatar áreas de tamanho médio de floresta espalhadas na paisagem. Essa prática ajuda a minimizar a erosão do solo e outros eventos danosos de desmatamentos de grande escala; além disso, produz um mosaico de manchas de florestas de diferentes idades. O desmatamento é apenas uma das muitas atividades humanas que causam grandes efeitos na paisagem que podem permanecer por muitos anos.

As atividades humanas podem também causar heterogeneidade de *habitat*. Por exemplo, durante o primeiro século d.C, os romanos construíram pequenas vilas de fazendas na França. Estas foram abandonadas por volta do século 4 e a terra revertida em floresta (Figura 22.3A). Os pesquisadores estudaram as condições do solo e as espécies de plantas localizadas entre 0 e 500 m dos assentamentos romanos anteriores. Eles descobriram que os sítios mais próximos aos assentamentos apresentavam pH maior do solo, mais fósforo disponível e uma riqueza de espécies de plantas, incluindo muitas espécies de ervas. Os pesquisadores atribuíram esses efeitos de herança, que são mostrados na Figura 22.3B, a duas causas. A lenta decomposição dos materiais de construção antigos contribuiu com cálcio e fósforo para o solo. Além disso, os romanos introduziram numerosas espécies de plantas na área. Em resumo, a habitação humana de 1.600 anos atrás continua a ter fortes efeitos de herança nas florestas modernas.

Efeito de herança Uma influência de longa duração dos processos históricos na ecologia atual de uma área.

A



B

Figura 22.3 Efeitos do legado humano na paisagem. **A.** As ruínas das vilas de fazendas romanas estão presentes por todo o norte da França. Essas ruínas gálio-romanas estão na floresta de Tronçais no sítio de Petit-Jardins, na Isle-et-Bardais, Allier. Como os materiais de construção da pedra foram intemperizados, eles provavelmente contribuíram com cálcio e fósforo para o solo e alteraram as condições abióticas. Além disso, os romanos introduziram numerosas espécies de plantas. **B.** Em conjunto, essas mudanças deixaram um legado de mais espécies de plantas vivendo próximo aos antigos assentamentos, com menos espécies vivendo a 500 m de distância. O número de espécies vegetais representa a diferença do número médio de espécies distante dos assentamentos. A linha tracejada representa a riqueza de espécies média mudando à medida que se move para longe do centro do assentamento. (Fotografia de Laure Laüt. Dados de Dambrine E et al. Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. Ecology 2007;88:1430-1439.)

RELAÇÕES ENTRE HETEROGENEIDADE DE HABITATE DIVERSIDADE DE ESPÉCIES

Quando quantificamos o número de espécies em uma dada área, incluímos uma variedade maior de *habitats* no nível da paisagem que na escala local e, portanto, geralmente observamos um número maior de espécies. Por exemplo, recentemente, os ecólogos em Vermont levantaram espécies de aves ao longo de 27 riachos que deságuam no Lago Champlain. Para cada riacho, eles mediram as características físicas do próprio riacho, como profundidade e largura, e os tipos de *habitats* nas áreas ripárias ao longo das margens do riacho. Embora cada riacho sustente uma média de somente 17 espécies de aves, a paisagem inteira de riachos continha 101 espécies. O número aumentou significativamente porque grupos de aves diferentes preferiam características distintas de *habitats*. Por exemplo, as aves aquáticas tinham sua riqueza e abundância de espécie mais alta nos riachos rasos, enquanto as aves comedoras de peixes eram mais abundantes nos riachos maiores com pouca agricultura ao longo de suas margens, visto que esses riachos proporcionam mais peixes. Por outro lado, a riqueza e a abundância das aves insetívoras eram mais altas nas áreas contendo diversos tipos de *habitat*, incluindo riachos rasos, pradarias e florestas de folhas largas. Essa mistura de pradaria, floresta e *habitats* de riachos possibilitou uma variedade maior de aves costeiras insetívoras e de aves de floresta a coexistirem e se alimentarem dos insetos que emergiam dos riachos. Como a heterogeneidade de tipos de *habitats* ao longo da paisagem dos riachos sustenta uma riqueza alta de espécies de aves, conservar a variedade de *habitats* em uma área grande é crítica para a conservação da diversidade dessas espécies.

DIVERSIDADES LOCAL E REGIONAL DE ESPÉCIES

O estudo das aves nos riachos de Vermont realça o fato de a diversidade de espécies poder ser medida em diferentes escalas espaciais. Por exemplo, se consideramos o número de espécies em uma área relativamente pequena de *habitat* homogêneo, como os riachos, estamos olhando para a **diversidade local** ou **diversidade alfa**. Se considerarmos o número de espécies em todos os *habitats* que constituem uma área geográfica ampla, estaríamos olhando para a **diversidade regional** ou **diversidade gama**. No estudo dos riachos de Vermont, a diversidade regional seria toda a lista de 101 aves que os pesquisadores edificaram ao longo de todos os 27 riachos.

Se cada espécie ocorreu em todos os *habitats* em uma região, então a diversidade de espécies nas escalas local e regional seria idêntica. Contudo, se as espécies preferem *habitats* particulares, então o número de espécies na escala local seria menor que o número de espécies na escala regional. Além disso, as listas de espécies em cada *habitat* local seriam diferentes umas das outras. Os ecólogos denominam o número de espécies que diferem em ocorrência entre dois *habitats* como a **diversidade beta**. Por exemplo, imagine dois riachos em Vermont: o riacho A contém cinco espécies não encontradas no riacho B, e o riacho B contém três espécies não encontradas no riacho A. Como os dois riachos diferem por um total de oito espécies, a diversidade beta é oito. Quanto maior a diferença nas espécies entre dois *habitats*, maior a diversidade beta.

Diversidade local O número de espécies em uma área relativamente pequena de *habitat* homogêneo, como um riacho; também conhecida como **Diversidade alfa**.

Diversidade regional O número de espécies em todos os *habitats* que constituem uma grande área geográfica; também conhecida como **Diversidade gama**.

O conjunto das espécies que ocorrem em uma região é o ***pool* de espécies regionais**, que funciona como fonte de espécies para todos os sítios locais em uma região. As espécies que vivem de fato em cada local dependem daquelas que existem no *pool* regional, e também as condições bióticas e abióticas na escala local combinam-se com os requisitos de nicho das espécies no *pool* regional. Portanto, as espécies no *pool* regional estão selecionadas entre os locais de acordo com suas adaptações e interações, em um processo que chamamos de **seleção de espécies**.

Um exemplo de seleção de espécies pode ser visto em um experimento no qual os pesquisadores montaram alagados artificiais e manipularam diversas condições, incluindo a fertilidade e a quantidade de inundação do solo testado. Os pesquisadores então plantaram as sementes de 20 espécies de plantas em cada alagado para identificar quais plantas

germinariam e persistiriam pelos próximos 5 anos. Das 20 espécies originais, uma falhou em germinar em qualquer dos alagados e cinco outras foram incapazes de persistir. Das 14 remanescentes, cada alagado continha somente de três a cinco espécies no fim do experimento; além disso, houve combinações específicas de espécies de plantas que sobreviveram em cada condição de alagado. Esses resultados confirmaram que as diferenças nas condições locais causam a seleção de espécies do *pool* de espécie regional.

O número de espécies aumenta com a área

Quando consideramos a ecologia em grande escala, vemos que as áreas terrestres ou aquáticas maiores contêm mais espécies. Nesta seção, discutiremos exemplos desse fenômeno de diversos sistemas e exploraremos as relações matemáticas entre a riqueza de espécies e a área. Então, consideraremos os processos subjacentes que causam a relação positiva entre a área e a riqueza de espécies.

RELAÇÕES ESPÉCIES-ÁREA

Em um estudo clássico de diversidades de espécies, Robert MacArthur e E. O. Wilson examinaram os padrões e a riqueza de espécies nos grupos taxonômicos vivendo em ilhas de diferentes tamanhos. Quando plotaram a riqueza de espécies de ilhas diferentes contra o tamanho das ilhas, descobriram que as ilhas maiores apresentam maior riqueza de espécies. Por exemplo, como é possível ver na Figura 22.4A, o número de espécies de anfíbios e répteis vivendo nas Índias Ocidentais aumenta com o tamanho da ilha.

A observação de que áreas maiores tendem a conter mais espécies levou ao conceito da *curva espécies-área*. A **curva espécies-área** é uma relação gráfica, na qual acréscimos na área (A) estão associados a acréscimos no número de espécies (S). Essa curva pode ser descrita pela seguinte equação:

$$S = cA^z$$

Diversidade beta Número de espécies que diferem em ocorrência entre dois *habitats*.

***Pool* de espécies regionais** O conjunto de espécies que ocorrem em uma região.

Seleção de espécies O processo de selecionar espécies no *pool* regional entre locais, de acordo com as suas adaptações e interações.

Curva espécies-área Uma relação gráfica, na qual acréscimos na área (A) estão associados a acréscimos no número de espécies (S).

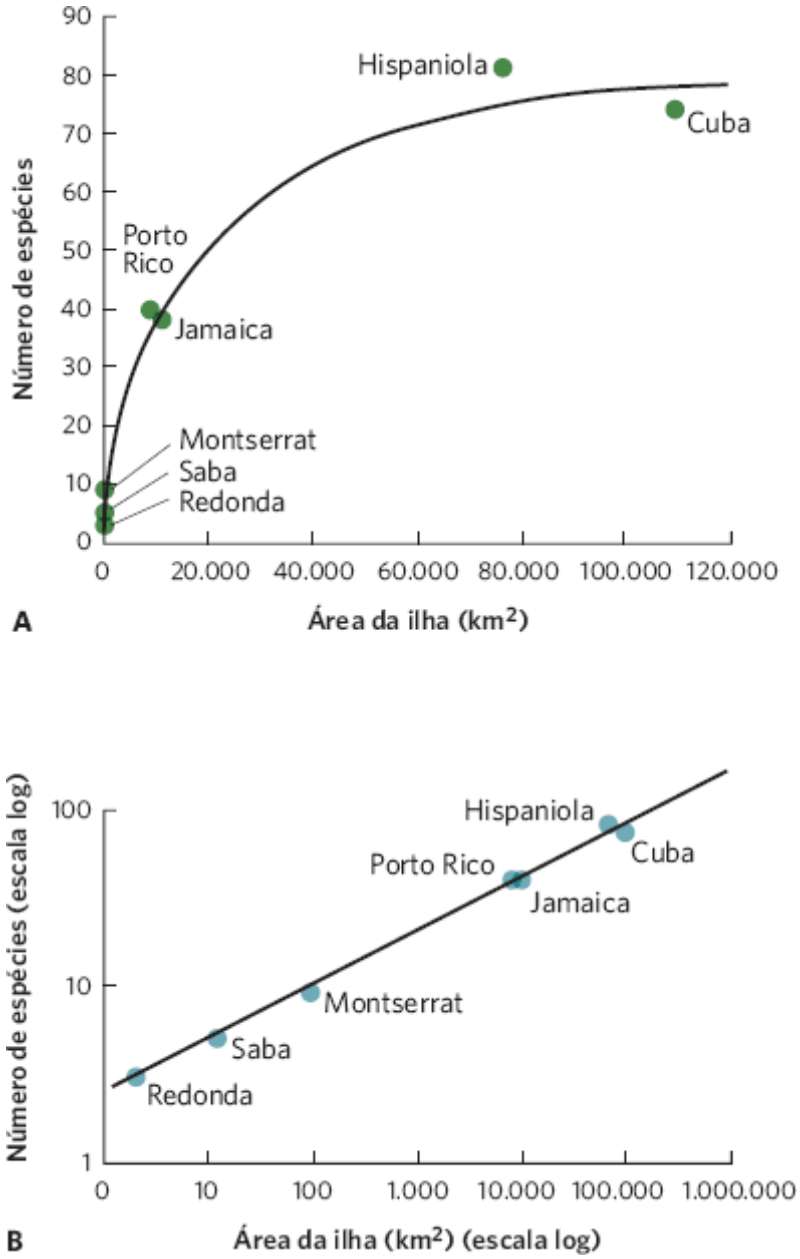


Figura 22.4 Curva espécies-área para anfíbios e répteis. Nas ilhas das Índias Ocidentais, as ilhas maiores contêm mais espécies de anfíbios e répteis. **A.** Quando plotadas como dados brutos, a relação é uma curva que tende a se estabilizar. **B.** Quando plotadas em uma escala log, a relação é uma linha reta. (Dados de MacArthur RH, Wilson EO. *The Theory of Island Biogeography* (Princeton University Press, 1967).

Em que c e z são constantes ajustadas aos dados. Para tornar mais fácil trabalhar com essa equação na forma de um gráfico, é possível tomar o logaritmo de ambos os lados:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Essa é a equação de uma linha reta com uma interseção y de $\log c$ e uma inclinação z. Por exemplo, a Figura 22.4b plota os mesmos dados de anfíbios e répteis usando eixos em uma escala log. É possível observar uma relação linear semelhante em outro conjunto de dados de MacArthur e Wilson, nos quais eles examinaram o número de espécies de aves vivendo nas Ilhas Sunda na Malásia, Filipinas e Nova Guiné. Como mostra a Figura 22.5, quando os dados são plotados em uma escala log, o número de espécies de aves aumenta linearmente com o tamanho da ilha.

Por meio de muitos grupos diferentes de organismos, a relação entre $\log A$ e $\log S$ geralmente tem uma inclinação em um intervalo de $z = 0{,}20$ a $0{,}35$ nas escalas desde 1 m^2 de área, até um estado ou província inteiro, ou um país de tamanho modesto. Esse intervalo relativamente estreito de valores de inclinação em diferentes estudos e *taxa* sugere que as relações entre a riqueza de espécies e a área da ilha refletem processos semelhantes.

As ilhas oceânicas proporcionam bons exemplos da relação espécies-área, mas o padrão pode também ser observado em uma diversidade grande de ecossistemas. Por exemplo, pesquisadores em Ontário, Canadá, levantaram as espécies que vivem em 30 alagados de diferentes tamanhos. Como mostrado da Figura 22.6, descobriram que, à medida que a área dos

alagados aumentava, havia um correspondente aumento no número de plantas, anfíbios, répteis, aves e mamíferos. Como se pode ver, a correlação positiva entre a área e a riqueza de espécies é comum na natureza.

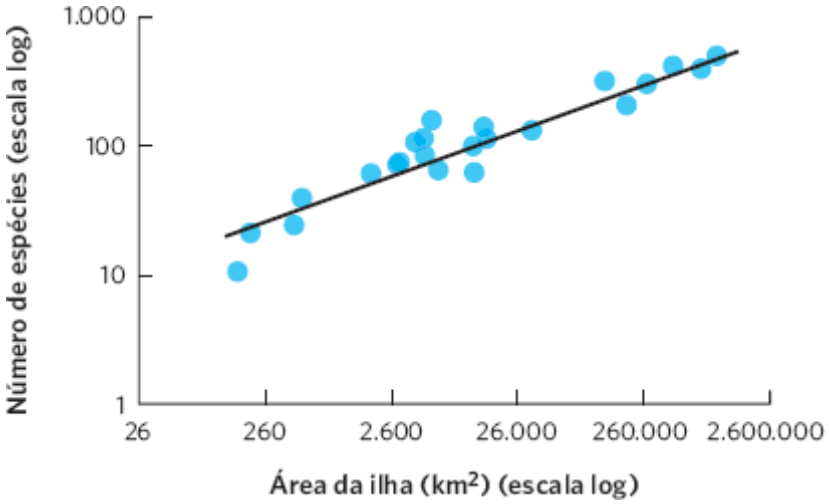


Figura 22.5 Curva espécies-área para aves. Entre as ilhas Sunda na Malásia, Filipinas e Nova Guiné, as ilhas com área maior contêm mais espécies de aves quando ambas as variáveis são plotadas na escala log. (Dados de MacArthur RH, Wilson EO. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 1963;17:373-387.)

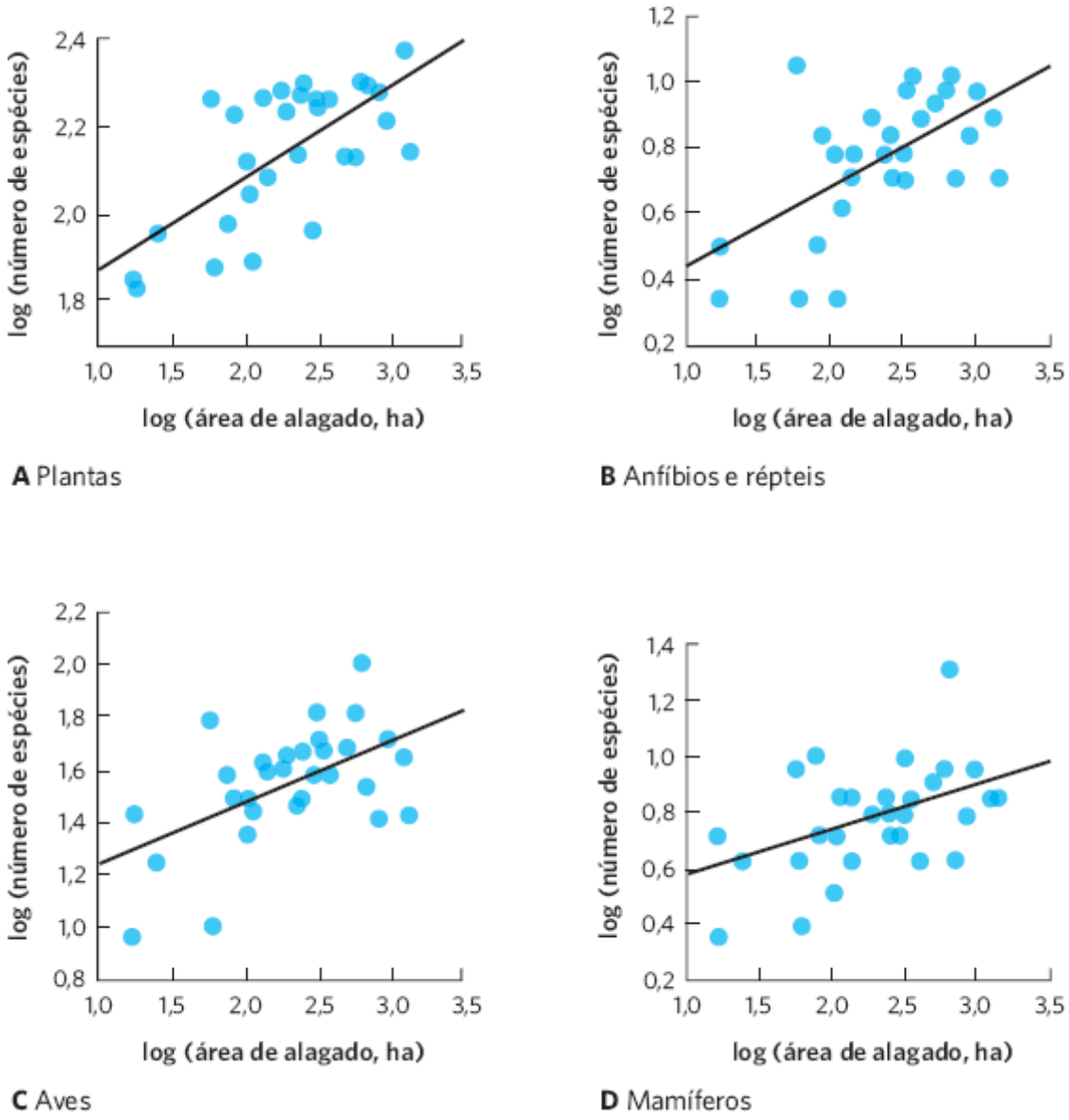


Figura 22.6 A riqueza de espécies aumenta com a área de habitat. Em um levantamento de 30 alagados em Ontário, Canadá, o aumento na área do alagado foi associado ao aumento na riqueza de espécies em (**A**) plantas, (**B**) anfíbios e répteis, (**C**) aves e (**D**) mamíferos. (Dados de Findlay CS, Houlahan J. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology* 1997;11: 1000-1009.)

FRAGMENTAÇÃO DE HABITATS

Embora processos naturais como incêndios e furacões possam fazer os *habitats* se tornarem fragmentados, as atividades humanas têm causado uma vasta fragmentação de grandes *habitats* por todo o mundo. Por exemplo, em 1940, na Costa Rica, América Central, as florestas cobriam grande parte do país e existiam como um grande e contínuo *habitat*. À medida que as populações humanas e suas atividades associadas aumentaram, as florestas foram desmatadas em uma base contínua, como mostrado na Figura 22.7. Por volta de 2005, grande parte da área florestada tinha sido desmatada, e as florestas que permaneceram existiam na forma de muitos fragmentos pequenos.

A fragmentação de um grande *habitat* contínuo provoca diversos efeitos: a quantidade total de *habitat* diminui, o número de manchas de *habitat* aumenta, o tamanho médio das manchas diminui, a quantidade de borda de *habitat* aumenta e o isolamento de manchas aumenta. Inversamente, na matriz de *habitats* entre os fragmentos, com os campos desmatados entre os fragmentos de floresta, a área total aumenta e a matriz se torna mais contínua. Os ecólogos estão particularmente interessados em como a geração de manchas de *habitats* isoladas com diferentes tamanhos e formas influencia a biodiversidade, e como os corredores de *habitat* e a qualidade da matriz entre os fragmentos afetam a taxa de substituição de espécies.

Efeitos do tamanho do fragmento

A redução no tamanho do *habitat* que vem com a fragmentação geralmente causa declínio na diversidade de espécies. Isso acontece porque cada fragmento sustenta populações menores de espécies do que existiam no *habitat* original maior e, como discutido no Capítulo 13, populações menores sofrem taxas mais altas de extinção (veja Figura 13.13). Por exemplo, no leste da Venezuela, um grande rio foi represado para criar um lago de 4.300 km^2, conhecido como Lago Guri. A região era composta de misturas de campos pastados e florestas tropicais; no entanto, após a represa inundar a região, centenas de pontos altos na paisagem tornaram-se ilhas no lago então formado, como mostrado na Figura 22.8A. As ilhas menores não continham presas suficientes para sustentar os grandes predadores vertebrados; assim, os predadores isolados nas pequenas ilhas acabaram por se extinguir. Essas extinções causaram uma cadeia de eventos que afetaram as espécies que permaneciam nas ilhas. A extinção dos grandes predadores possibilitou que os herbívoros nas ilhas (p. ex., formigas-cortadeiras, iguanas e bugios [*Alouatta seniculus*]) aumentassem. A explosão populacional desses herbívoros afetou as plantas da ilha. Como mostra a Figura 22.8B, uma abundância maior de herbívoros nas ilhas menores causou mortalidade maior nas plântulas existentes e reduziu o recrutamento de novas árvores no estágio de plântula.

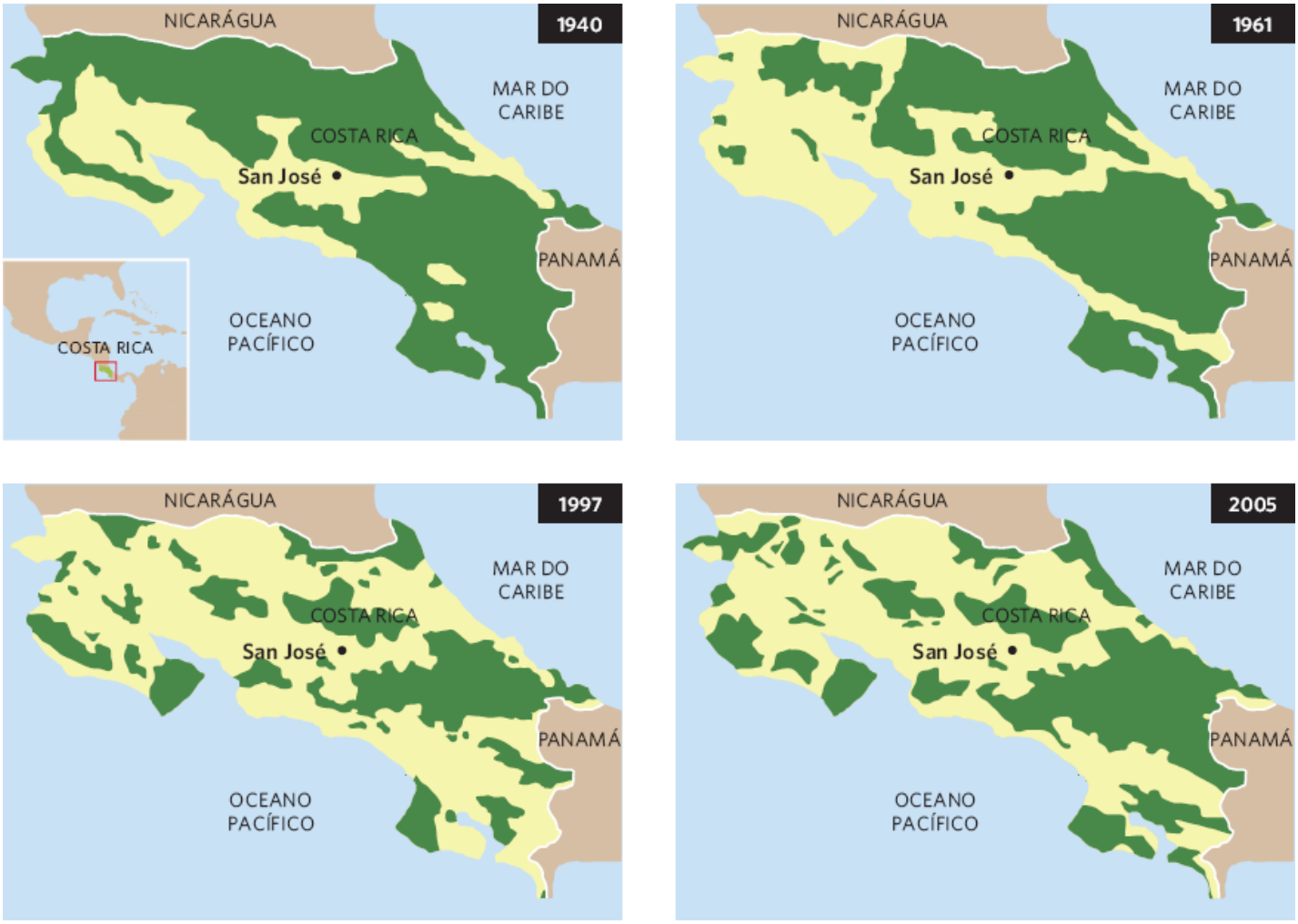


Figura 22.7 Fragmentação de florestas antigas. Na Costa Rica, a floresta (ilustrada em verde-escuro) já foi bastante contínua. Ao longo do tempo, ela foi desmatada por atividades humanas e atualmente existe apenas em um número de fragmentos menores. (De acordo com United Nations Environment Program, Food and Agricultural Program of the United Nations and the United Nations Forum on Forests Secretariat, 2009. Vital Forest Graphics, 69 pp.)

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Estimativa do número de espécies em uma área

Como vimos, os ecólogos frequentemente precisam estimar quantas espécies existem em uma área. Como contar cada indivíduo é quase impossível, devemos tirar uma amostra de uma área para estimar quantas espécies estão presentes. Uma maneira de estimar o número de espécie em uma amostra é plotar o número de espécies que observamos à medida que aumentamos o tamanho da nossa amostra. Nós esperaríamos que, quanto mais amostras fossem tiradas, mais perto chegaríamos de conhecer o número real de espécies em uma área. Por fim, a curva atingiria um platô tal, que qualquer amostragem adicional não acrescentaria novas espécies. Um gráfico do número de espécies observadas em relação ao número de indivíduos apresentados é conhecido como uma **curva de acumulação de espécies**.

Uma segunda maneira de estimar o número de espécies em uma área baseia-se no número de espécies raras detectadas. Quando amostramos muitos indivíduos em uma comunidade, geralmente terminamos com um número alto de indivíduos para cada uma das espécies comuns, mas podemos detectar somente um ou dois indivíduos de espécies raras.

Podemos estimar o número de indivíduos realmente vivendo em uma área (S) amostrando a comunidade para determinar quantas espécies são observadas (S_{obs}), quantas espécies são representadas por dois indivíduos (f_2) e quantas são representadas por um indivíduo (f_1). Em essência, as espécies representadas por dois indivíduos têm mais probabilidade de serem comuns nas comunidades do que as espécies representadas por um único indivíduo. Podemos, portanto, estimar um número de espécies real que vive em uma comunidade, começando com quantas espécies observamos, e multiplicando isso por uma razão que incorpora o número de espécies representado pelo inverso de dois indivíduos:

$$S = S_{obs} + \frac{f_1 (f_1 - 1)}{2 (f_2 + 1)}$$

Como é possível ver nessa equação, o número de espécies estimado da comunidade aumenta com um aumento no número de espécies representado por um único indivíduo, e diminui com um aumento no número de espécies representado por dois indivíduos. Por exemplo, considere a tabela adiante, que lista o número de indivíduos observados para 12 espécies amostradas de três comunidades de poça.

Usando os dados para a Comunidade A, podemos estimar o número real de espécies. Nessa comunidade, observamos 12 espécies. Dois indivíduos foram observados para cada uma das duas espécies, enquanto um indivíduo foi observado para cada uma das três espécies. Usando a nossa equação anterior:

Curva de acumulação de espécies Um gráfico do número de espécies observadas em relação ao número de indivíduos apresentados.

ESPÉCIES	COMUNIDADE A	COMUNIDADE B	COMUNIDADE C
RÃS-MADEIRA	32	65	42
RÃS-VERDES	45	24	45
TRITÕES	12	14	5
SALAMANDRAS-PINTADAS	15	17	12
CARACÓIS-DE-CHIFRE	2	23	67
CARACÓIS-DE-POÇA	25	14	35
ANFÍPODES	2	14	2
ISÓPODES	1	1	2
MOLUSCO DE CONCHA	9	1	0

ESCAREVELHO-AQUÁTICO	1	1	0
BARQUEIROS	5	1	0
LIBÉLULAS	1	1	0

$$S = S_{obs} + \frac{f_1(f_1 - 1)}{2(f_2 + 1)}$$

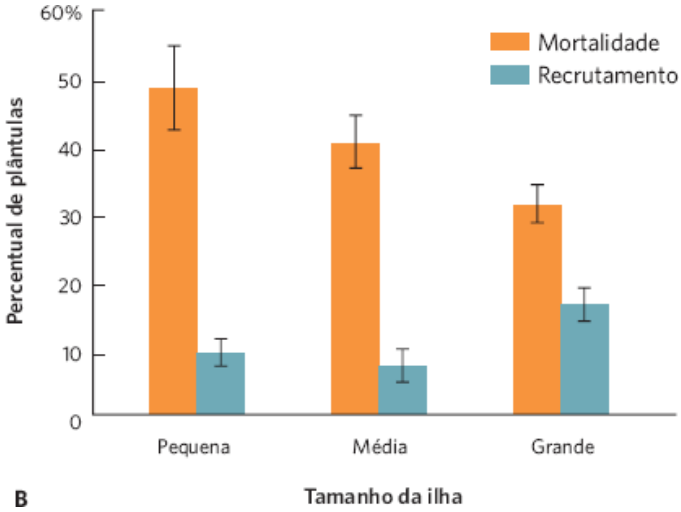
$$S = 12 + \frac{3(3 - 1)}{2(2 + 1)}$$

$$S = 12 + \frac{6}{6}$$

$$S = 13$$

Com base nesses resultados, concluímos que, embora tenhamos observado 12 espécies, estimamos que a comunidade contenha, de fato, 13 espécies.

EXERCÍCIO Usando essa equação, estime o número de espécies que estão representadas nas Comunidades B e C. Com base em seus resultados, como o número de espécies representadas por indivíduos únicos afeta o número estimado de espécies na comunidade?



A B

Figura 22.8 Fragmentação de habitats terrestres da inundação do Lago Guri. No leste da Venezuela, uma represa foi construída para formar o lago Guri em 1978, e a área a montante da represa foi inundada. **A.** A inundação transformou os morros da região em ilhas do lago. **B.** Nas ilhas menores, os grandes predadores não estavam mais presentes, e assim as populações de herbívoros aumentaram, com um grande efeito sobre a vegetação. As plântulas nas pequenas ilhas sofreram mortalidade mais alta e recrutamento mínimo. As barras de erro são erros padrão. (Fotografia de Peter Langer/DanitaDelimont.com. Dados de J. Terborgh *et al.* Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* 2006;94: 253-263.)

Efeitos das bordas dos fragmentos

Como você deve se lembrar do Capítulo 18, quando os *habitats* são fragmentados, eles produzem ecótonos, que são regiões com composição de espécies e condições ambientais distintas em uma distância relativamente curta. Quando um *habitat* é fragmentado, um ecótono se forma ao longo de suas bordas. Aumentos da fragmentação causam aumento na quantidade de *habitat* de borda, comparado com a quantidade presente no *habitat* original não fragmentado. Por exemplo, considere um único *habitat* quadrado com uma área de 1 ha, comparado com a mesma área total dividida em 16 pequenos *habitats* quadrados. Como ilustrado na Figura 22.9, o *habitat* grande único teria 400 m de borda, enquanto os 16 *habitats* menores teriam 1.600 m de borda. Os *habitats* redondos têm a menor relação de borda para área, enquanto os *habitats* longos, finos, ovais ou retangulares têm razões de borda para área muito maiores.

Um aumento no *habitat* de borda muda tanto as condições abióticas quanto a composição de espécies de um *habitat*. Em uma floresta fragmentada, por exemplo, a borda de um fragmento recentemente criado sofre maior iluminação do Sol,

temperaturas mais quentes no verão e taxas mais altas de evaporação. Essas mudanças podem tornar a borda da floresta menos adequada para muitas espécies de floresta e mais adequada para outras.

As espécies que preferem o *habitat* de borda aumentam em abundância quando a fragmentação ocorre, e isso pode afetar outras espécies que vivem no interior do fragmento. Por exemplo, no sul dos EUA, o chopim-de-cabeça-castanha (*Molothrus aeneus*) aumentou com a fragmentação do *habitat*. Essa ave é um parasita de ninho porque ela se reproduz colocando seus ovos nos ninhos de outras aves (Figura 22.10). Isso possibilita a ela produzir filhotes sem prover cuidado parental, mas reduz o número de filhotes que a ave hospedeira pode criar. Embora os chopins-de-cabeça-castanha passem boa parte do seu tempo vivendo nos campos, eles entram na borda da floresta para encontrar ninhos de aves florestais nos quais depositam seus ovos. Os pesquisadores descobriram que, à medida que a fragmentação da floresta criou mais *habitat* de borda, mais ninhos foram parasitados pelos chopins-de-cabeça-castanha. Subsequentemente, a reprodução e o tamanho das populações das espécies hospedeiras declinaram.

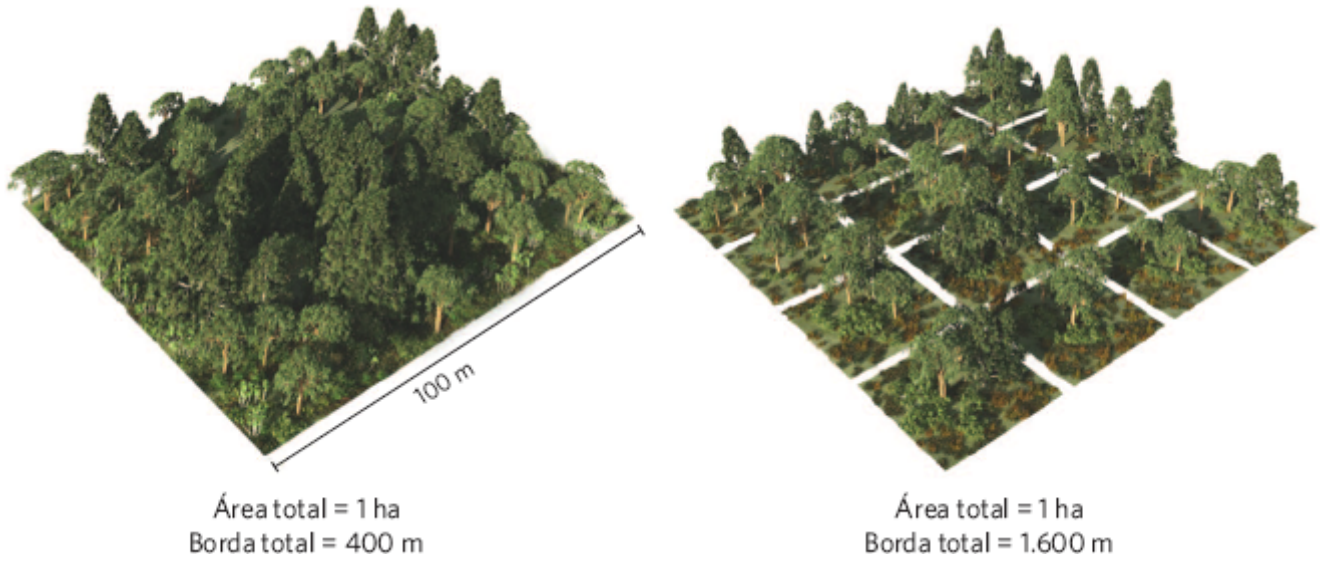


Figura 22.9 Efeito da fragmentação de habitat sobre o habitat de borda. Se tivermos dois *habitats* da mesma área total, o *habitat* fragmentado tem muito mais borda.

Figura 22.10 O habitat de borda e o parasitismo de ninho. Os chopins-de-cabeça-castanha depositam seus ovos nos ninhos das aves de floresta ao longo das bordas dos fragmentados de *habitat*, como este ninho de uma corruíra de Bewick no sul do Texas. O filhote do chopim-de-cabeça-castanha muito maior recebe uma quantidade desproporcional de alimentos dos pais hospedeiros e, assim, causa redução no número de filhotes do hospedeiro que sobrevive. (Fotografia de Rolf Nussbaumer/DanitaDelimont.com.)

A fragmentação pode também ter consequências para a saúde humana. Como abordado no Capítulo 15, a exposição humana à doença de Lyme depende de uma teia alimentar complexa que começa com os ratos e esquilos servindo como hospedeiros para carrapatos recém-eclodidos que carregam a bactéria patogênica. Nos fragmentos de floresta do nordeste dos EUA, a abundância de muitos animais vertebrados tem declinado, mas a abundância do rato-de-pé-branco tem aumentado, provavelmente porque a maioria dos competidores do rato e seus predadores não podem viver nos fragmentos

florestais menores. Quando os pesquisadores levantaram a população de ratos dos fragmentos de florestas de diferentes tamanhos, descobriram que os fragmentos menores tinham as maiores densidades de ratos e, assim, as maiores densidades de carrapatos. Os pesquisadores também descobriram que os ratos vivendo nos fragmentos menores tinham a mais alta proporção de carrapatos infectados com a bactéria da doença de Lyme. Em resumo, a fragmentação das florestas devido às atividades humanas criou uma paisagem que nos torna mais prováveis de sermos expostos à doença de Lyme.

Corredores, conectividades e conservação

Nos Capítulos 11 e 12, foi mostrada a importância de considerar as escalas geográficas maiores que as áreas locais. Na nossa discussão de metapopulações, enfatizamos que muitas populações estão divididas em fragmentos de *habitat*, e que as populações regionais persistem porque cada mancha está conectada pela dispersão ocasional de indivíduo entre as manchas. Vimos um exemplo disso no Capítulo 11, quando discutimos a restauração do lagarto-de-colar. Esse lagarto depende de manchas de *habitat* abertas, conhecidas como clareiras, bem como corredores entre as clareiras através das quais podiam se dispersar. Os corredores facilitam o movimento, o que pode salvar as populações em declínio de muitas espécies de uma extinção local. Eles também aumentam o fluxo gênico e a diversidade genética nas populações, o que contrabalança os efeitos negativos dos gargalos genéticos e da deriva genética. Os corredores podem simplesmente ser partes de *habitat* preservados ou podem ser construídos, como os corredores construídos para possibilitar que os animais atravessem uma rodovia (Figura 22.11).

Embora os corredores possam resgatar populações em declínio ao adicionar novos colonizadores que trazem variação genética, eles também podem ter efeitos colaterais. Por exemplo, os corredores construídos para ajudar a conservação de uma espécie específica podem facilitar o movimento de predadores (incluindo caçadores), competidores e patógenos, que são danosos para os esforços de conservação. Portanto, os gestores de recursos devem considerar cuidadosamente os custos e os benefícios de desenvolver corredores entre *habitats* antes de despender tempo e dinheiro para implementar essa estratégia.

A importância de corredores é maior para aqueles organismos que demandam uma conexão contínua para se mover entre os fragmentos de *habitat*. Contudo, os organismos como as aves e insetos voadores podem passar sobre faixas da matriz de *habitat* inóspito e, portanto, podem não necessitar de um corredor contínuo conectado. Em vez disso, essas espécies podem se mover entre grandes manchas de *habitat* favoráveis caso elas tenham acesso a pequenas manchas no meio do caminho, onde possam parar para descansar ou forragear. Essas pequenas manchas intervenientes, que os organismos em dispersão podem usar para se mover entre grandes *habitats* favoráveis, são conhecidas como **pontos de passagem**.

O papel de corredores de *habitat* e dos pontos de passagem que podem facilitar o movimento entre manchas de *habitat* fragmentados tem encorajado grandes esforços de preservação. A Índia, por exemplo, é lar de quase 60% de todos os elefantes asiáticos (*Elephas maximus*), que vivem em diversos parques nacionais e áreas protegidas. Essas áreas são os fragmentos remanescentes de um *habitat* contínuo muito maior. O World Land Trust e o Wildlife Trust of India estão trabalhando juntos para proteger corredores importantes entre os fragmentos de *habitat* protegidos para assegurar a sobrevivência de longo prazo dos elefantes (Figura 22.12). Embora os elefantes sejam animais carismáticos e capazes de atrair atenção para as necessidades de conservação, esses corredores provavelmente vão auxiliar a conservação de outras espécies carismáticas, incluindo os tigres (*Panthera tigris*) e os ursos-do-himalaia (*Ursus thibetanus*), bem como muitas outras espécies menos carismáticas.

Figura 22.11 Construção de corredores. A construção de estradas através de florestas é uma das formas pelos quais os humanos têm fragmentado grandes *habitats*. Para ajudar a vida selvagem a se mover entre os fragmentos, algumas estradas, como esta em Alberta, Canadá, têm corredores suspensos com superfícies de solos e vegetação natural. (Fotografia de Joel Santore/National Geographic Stock.)

Figura 22.12 Corredores da vida selvagem na Índia. O *habitat* original dos elefantes asiáticos está agora fragmentado em diversas áreas protegidas. Os grupos de conservação estão atualmente tentando preservar faixas de terra entre as áreas protegidas para servirem como corredores, através do quais os elefantes e outras espécies possam se mover. (Fotografia de Jagdeep Rajput/DanitaDelimont.com.)

A matriz de habitats entre os fragmentos

Como é possível lembrar de nossa discussão das metapopulações, no Capítulo 11, a qualidade do *habitat* da matriz que jaz entre os fragmentos favoráveis de *habitat* é um fator-chave que ajuda a determinar se os organismos podem se mover entre os fragmentos favoráveis. Alguns *habitats* na matriz podem conter condições menos favoráveis à passagem de organismos, enquanto outros podem ser inóspitos. Por exemplo, os pesquisadores no Colorado mapearam os locais das pradarias, bosques de salgueiros e florestas de coníferas em um vale, e então estudaram os movimentos de mais de 6.000 borboletas de seis grupos taxonômicos. As borboletas se alimentam nas pradarias e, quando se movem de um fragmento de pradaria para outro, devem passar através de uma matriz que contém bosques de salgueiro e florestas de coníferas. Os pesquisadores capturaram borboletas nas pradarias e imprimiram um número de identificação na asa de cada borboleta antes de liberá-la. Os pesquisadores, então, recapturaram as borboletas para determinar se elas apresentavam preferência para se dispersarem através dos bosques de salgueiro ou das florestas de coníferas. Não houve preferência em dois dos seis grupos taxonômicos. Esses dois grupos refletiram os dois extremos da capacidade de voar; um grupo raramente se deslocava para fora da pradaria, enquanto o outro era composto de excelentes voadoras, que facilmente navegavam em ambos os tipos de *habitat* intervenientes. Por outro lado, os indivíduos dos outros quatro grupos taxonômicos tinham de 3 a 12 vezes mais probabilidade de se moverem entre as pradarias através dos bosques de salgueiro em vez das florestas de coníferas. Isso

confirma que algumas espécies de borboletas têm preferências distintas para se dispersarem através de *habitats* específicos, e tais preferências estão relacionadas com a sua capacidade de dispersão. Desse exemplo, podemos ver que os *habitats* da matriz podem afetar os movimentos dos organismos entre os fragmentos.

Pontos de passagem Pequenas manchas de *habitat* intervenientes que os organismos em dispersão podem usar para se mover entre grandes *habitats* favoráveis.

A teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas incorpora tanto a área quanto o isolamento

Quando Robert MacArthur e E. O. Wilson examinaram a relação entre o tamanho de uma ilha e sua riqueza de espécies, notaram que, embora o tamanho da ilha estivesse fortemente associado ao número de espécies, geralmente havia grande variação entorno da curva espécies-área que sugeria que outros processos estavam também afetando o número de espécies que vivem em uma ilha. Eles consideraram os locais das ilhas das quais coletaram dados e observaram que a distância de uma fonte de espécies colonizadoras também afeta o número de espécies na ilha. As ilhas próximas a fontes de espécies colonizadoras – como o continente – pareciam receber mais espécies colonizadoras. Nesta seção, examinaremos os efeitos combinados da área da ilha e dos isolamentos sobre a riqueza de espécies, e então exploraremos o modelo gráfico que nos ajuda a compreender esses padrões. Finalmente, exploraremos como essa informação pode ser usada para projetar reservas naturais.

A EVIDÊNCIA

Para testar sua hipótese de que a riqueza de espécies era determinada tanto pela área da ilha como pelo seu isolamento, MacArthur e Wilson coletaram dados de tipos diferentes de organismos dos grupos das ilhas em todo o mundo. Por exemplo, eles examinaram o número de espécies de aves que existiam em 25 ilhas no Pacífico Sul. A fonte mais próxima de novas espécies para essas ilhas era a grande ilha da Nova Guiné, e essas ilhas poderiam ser classificadas como sendo próximas, intermediárias ou distantes da Nova Guiné. Quando os pesquisadores plotaram o número de espécies de aves para cada ilha em função de sua área, mostrado na Figura 22.13, eles descobriram que tanto a área da ilha quanto a distância da Nova Guiné afetavam o número de espécies existentes na ilha. Dentro de cada categoria de distância, as ilhas maiores continham mais espécies. Para ilhas de uma dada área, as ilhas mais próximas continham mais espécies de aves que as mais distantes.

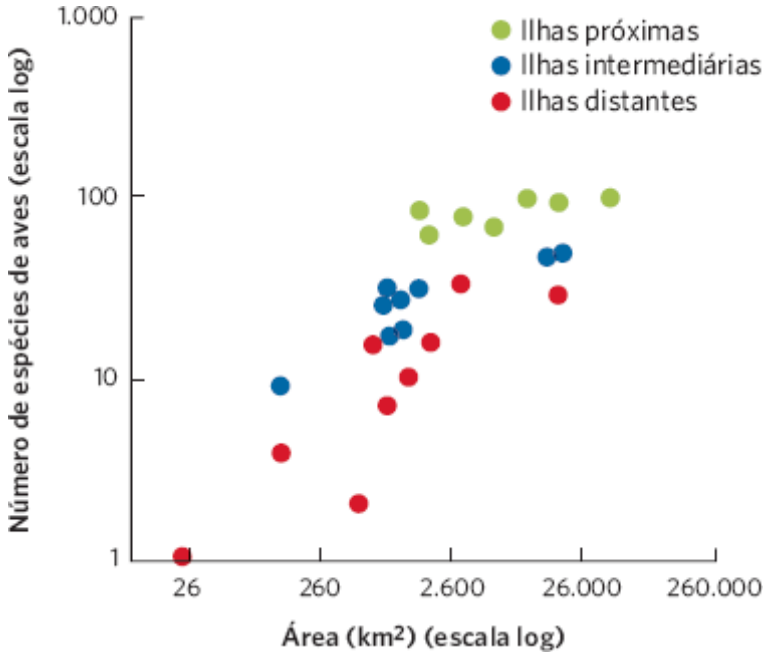


Figura 22.13 Os efeitos da área e do isolamento da ilha sobre a riqueza de espécies de aves. No Pacífico Sul, os pesquisadores examinaram o número de aves que vivem em ilhas que estavam a distâncias variadas da Nova Guiné. Nas ilhas com distâncias semelhantes à da Nova Guiné, as ilhas grandes continham mais espécies que as pequenas. Nas ilhas de área semelhante, as mais próximas à Nova Guiné continham mais espécies de aves que as mais distantes. (Dados de MacArthur RH, Wilson EO. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 1963;17: 373-387.)

Embora as ilhas oceânicas proporcionem um bom teste de como a colonização e a extinção afetam o número de espécies, podemos também considerar outros tipos de *habitat* distintos, incluindo ilhas de *habitat* que existem nos continentes. Por exemplo, James Brown *et al.* examinaram o número de espécies de mamíferos vivendo nos cumes das

montanhas no sudoeste dos EUA. Esses cumes de montanha incluíam a tundra alpina e *habitat* de floresta de coníferas, que estão rodeadas por *habitats* de altitudes mais baixas de bosques, campos e desertos. Vinte e seis espécies de mamíferos da região preferem viver nos *habitats* do topo das montanhas. Os pesquisadores se perguntaram se o número de espécies de mamífero em cada topo de montanha era afetado pela área ou pelo isolamento do topo da montanha, para dois sítios contendo fontes de espécies colonizadoras: o sul das montanhas rochosas e a Crista de Mogollon, uma cadeia de montanhas que corta através do norte do Arizona. Como mostra a Figura 22.14, os pesquisadores descobriram mais espécies de mamíferos no topo das montanhas com áreas maiores, e menos espécies nos topos de montanhas que estavam mais distantes das duas fontes colonizadoras.

As observações nas ilhas oceânicas e nas ilhas de topos de montanhas sugerem que a área da ilha e o isolamento são fatores importantes na determinação da riqueza de espécies. Contudo, um experimento manipulativo foi necessário para demonstrar que esses processos causam, de fato, o padrão observado. Em um experimento clássico, Daniel Simberloff, um aluno de pós-graduação de E. O. Wilson, trabalhou em um conjunto de pequeninas ilhas em Florida Keys. Essas ilhas geralmente contêm uma única árvore de manguezal e nenhum outro animal, exceto insetos, aranhas e outros artrópodes. Antes do experimento, Simberloff e sua equipe documentaram que as ilhas localizadas mais próximo às fontes de espécies colonizadoras continham mais espécies que as ilhas localizadas distantes das fontes. Os pesquisadores construíram tendas em ilhas selecionadas, como mostra a Figura 22.15A, e então fumigaram as ilhas com um inseticida que matou praticamente todos os artrópodes. Após remover as tendas, eles voltaram para as ilhas em intervalos de poucas semanas, durante um ano, para rastrear quantas espécies recolonizavam as ilhas a partir das grandes ilhas próximas. Como é possível ver na Figura 22.15B, os pesquisadores descobriram que cada ilha era rapidamente recolonizada por artrópodes. Mais ainda, o número final de espécies estava próximo do número original antes da fumigação e, quanto mais isoladas as ilhas, mais uma vez continham menos espécies de artrópodes. A lista real de espécies era diferente, mas a riqueza foi semelhante. Essa descoberta foi importante porque demonstrou experimentalmente que o isolamento era um fator-chave na determinação de quantas espécies podem viver em uma ilha.

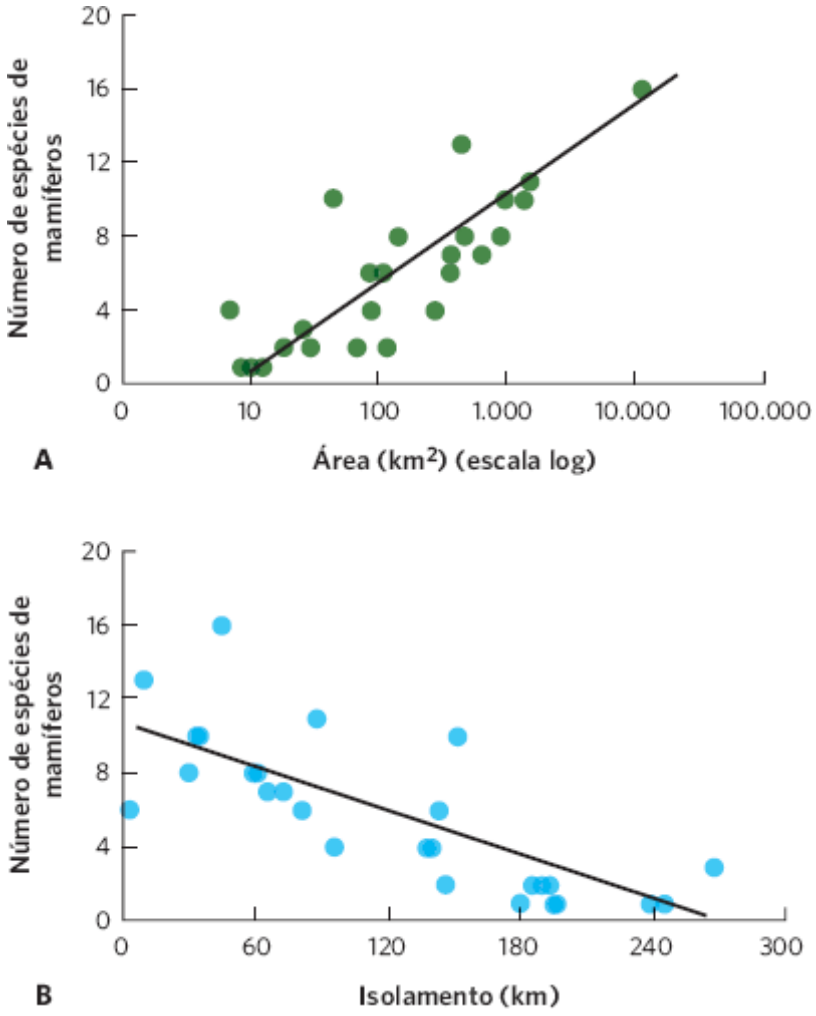
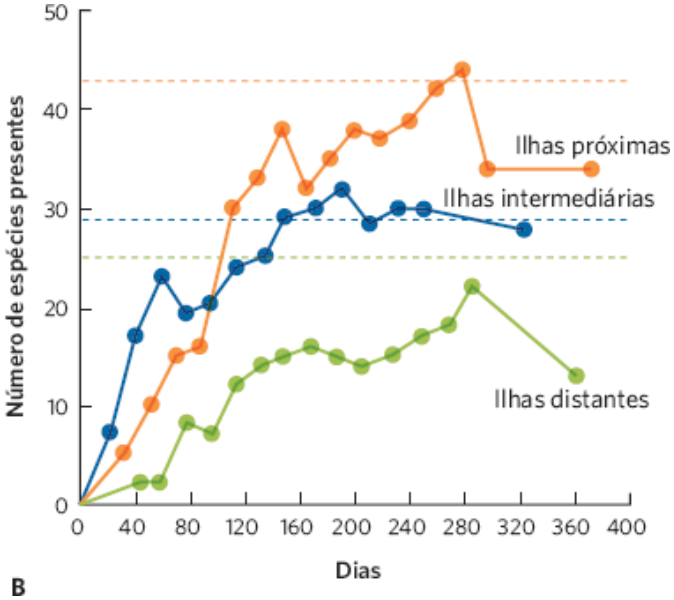


Figura 22.14 Efeitos da área e do isolamento nos mamíferos de topo de montanha. Para os mamíferos que vivem em *habitats* de topo de montanha no sudoeste dos EUA, os pesquisadores descobriram (**A**) mais espécies de mamíferos vivendo no topo da montanha de áreas grandes, e (**B**) menos espécies de mamíferos vivendo em topo de montanhas mais distantes da fonte colonizadora. (Dados de Lomolino MV *et al.* Island biogeography of montane forest mammals in the American Southwest. *Ecology* 1989;70: 180-194.)



A B

Figura 22.15 Teste experimental da teoria da biogeografia de ilhas. **A.** Pesquisadores em Florida Keys construíram uma armação de andaimes em torno das ilhas e cobriram a estrutura com plásticos para atuar como uma tenda ao fumigar as ilhas. A fumigação das ilhas removeu a maioria dos artrópodes. **B.** Ao longo de 1 ano, os pesquisadores voltaram para determinar quantas espécies de artrópodes tinham recolonizado. No fim do experimento, as ilhas tinham praticamente restaurado seu número original de espécies, como indicado pelas linhas pontilhadas, com as mais próximas contendo um número maior de espécies que as distantes. (Fotografia de Daniel Simberloff. Dados de Simberloff DS, Wilson EO. Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. *Ecology* 1969;50: 278-296.)

A TEORIA

A partir de observações repetidas de que tanto o tamanho quanto o isolamento de uma ilha afetam o número de espécies que vivem nela, Robert MacArthur e E. O. Wilson desenvolveram a *teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas*. A **teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas** estabelece que o número de espécie em uma ilha reflete um equilíbrio entre a colonização de novas espécies e a extinção das existentes.

Para compreender a teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas, é necessário, primeiro, compreender fatores que afetam a colonização e a extinção de espécies em uma ilha. Como discutido no Capítulo 11, as espécies diferem em sua capacidade de se dispersar, dependendo do seu tamanho e modo de locomoção. Assim, imagine que agora temos uma ilha que está completamente desabitada por qualquer espécie; sem nenhuma espécie na ilha, um grande número de espécies nos territórios próximos poderia potencialmente colonizá-la. À medida que um número crescente de espécies coloniza a ilha, o reservatório de espécies que ainda não colonizou a ilha diminui, e as que permanecem no continente não são provavelmente muito boas em se dispersar. Portanto, a taxa de novas espécies colonizando a ilha declina em função de quantas espécies já a colonizaram. Se a ilha continha todas as espécies que foram encontradas no continente próximo, a taxa de novas espécies colonizando cairá para 0. Na Figura 22.16, a relação entre a riqueza de espécies e a taxa de colonização por novas espécies é mostrada como uma linha laranja.

Em seguida, deve-se considerar os fatores que afetam a taxa de extinção em uma ilha. Como a taxa de extinção é expressa como o número de espécies que se extinguirá ao longo de um determinado período de tempo, a taxa de extinção deve ser afetada por quantas espécies estão presentes. No caso mais simples, quando não há nenhuma espécie, não pode haver extinções. À medida que a ilha começa a ser colonizada, ela retém algumas poucas espécies que poderiam potencialmente se extinguir. À medida que mais espécies vivem na ilha, mais espécies estão sujeitas à possibilidade de extinção, aumentando assim a taxa de extinção; esta deveria também ser afetada por interações danosas entre as espécies na ilha. Por exemplo, a competição, a predação e o parasitismo têm, todos, a probabilidade de aumentar à medida que o número total de espécies aumenta. A linha azul na Figura 22.16 mostra que a taxa de extinção varia de 0, quando nenhuma espécie está presente na ilha, até uma taxa máxima de extinção, quando a ilha contém todas as espécies que ela poderia possivelmente sustentar.

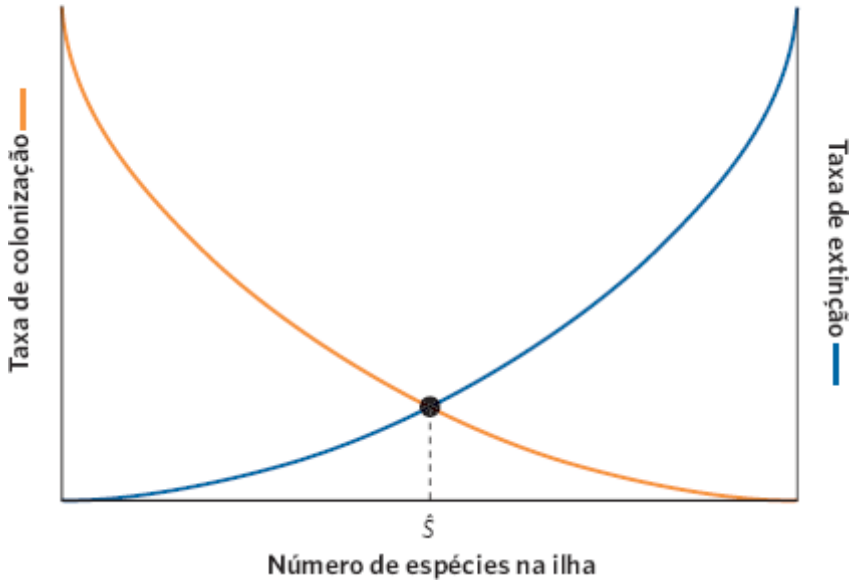


Figura 22.16 Atingimento do número de equilíbrio de espécies em uma ilha. À medida que aumenta o número de espécies vivendo em uma ilha, a taxa de colonização por novas espécies do reservatório regional declina. Ao mesmo tempo, a taxa de extinção de espécies vivendo na ilha aumenta. O número de equilíbrio de espécies, $\hat{S}$, ocorre quando as duas curvas se cruzam e os processos opostos entram em equilíbrio.

Dado que a ilha continua a sofrer a colonização de novas espécies e a extinção das espécies existentes, essas duas forças opostas acabarão por chegar a um ponto de equilíbrio, em que a taxa de colonização é igual à taxa de extinção. No nosso modelo gráfico, o equilíbrio ocorre quando as duas curvas se cruzam. Seguindo a linha pontilhada para baixo, a partir do ponto de equilíbrio, vemos que o número de equilíbrio de espécies na ilha é designado como $\hat{S}$ no eixo x. Ao considerar esse número, é importante lembrar que o modelo prevê o número de espécies presentes no equilíbrio, mas não prevê uma composição específica de espécies nesse ponto. Mesmo no equilíbrio, novas espécies continuam a colonizar a ilha, enquanto as espécies já na ilha continuam a se extinguir. No equilíbrio, há ainda uma contínua troca de espécies na ilha. Vimos um exemplo disso em Florida Keys, que foram fumigadas por Simberloff e Wilson. Ao longo do tempo, a riqueza de espécie das ilhas chegou a um equilíbrio, com um número de espécies dependendo da distância entre a ilha e o continente. Uma vez alcançado o equilíbrio, a ilha continha um número relativamente fixo de espécies, embora a composição das espécies mudasse à medida que as ilhas continuavam a sofrer extinções e colonizações de espécies de invertebrados.

Usando o modelo gráfico da Figura 22.16 como uma base, é possível prever os efeitos combinados do tamanho e do isolamento do número de espécies em uma ilha quando ela está em equilíbrio. Primeiramente, vamos considerar os efeitos do tamanho da ilha. Nós esperaríamos que ilhas menores sustentassem populações menores de cada espécie. Como discutimos em diversos capítulos anteriores, populações menores geralmente têm taxa de extinção mais alta. Portanto, ilhas menores deveriam sofrer taxas de extinção mais altas, como mostrado pela curva rotulada "pequena" na Figura 22.17. Quando uma ilha está em equilíbrio, as taxas de extinção equilibram as taxas de colonização. Assim, o número no equilíbrio de espécies em uma ilha pequena deve ser menor que o número no equilíbrio de espécies em uma ilha grande. Se seguirmos os dois pontos de equilíbrio na figura para baixo até o eixo x, podemos ver que o número de espécies no equilíbrio é menor para ilhas pequenas do que para as grandes.

Agora podemos considerar os efeitos do isolamento da ilha. Uma ilha que está próxima a um continente deve experimentar taxas mais altas de colonização por novas espécies em vez de uma ilha que está longe. Mais uma vez, usando a Figura 22.16 como nosso ponto de partida, podemos prever o modo como o isolamento da ilha deveria afetar o número de espécies no ponto de equilíbrio. Na Figura 22.18, é possível ver que a ilha distante tem uma curva de colonização mais baixa que a ilha próxima. Isso cria dois pontos de equilíbrio entre as taxas de colonização e extinção. Se seguirmos as linhas pontilhadas para baixo a partir de cada ponto de equilíbrio, vemos que o número de espécies no equilíbrio é menor para as ilhas distantes do que para as próximas.

Teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas Uma teoria que estabelece que o número de espécies em uma ilha reflete um equilíbrio entre a colonização de novas espécies e a extinção de espécies existentes.

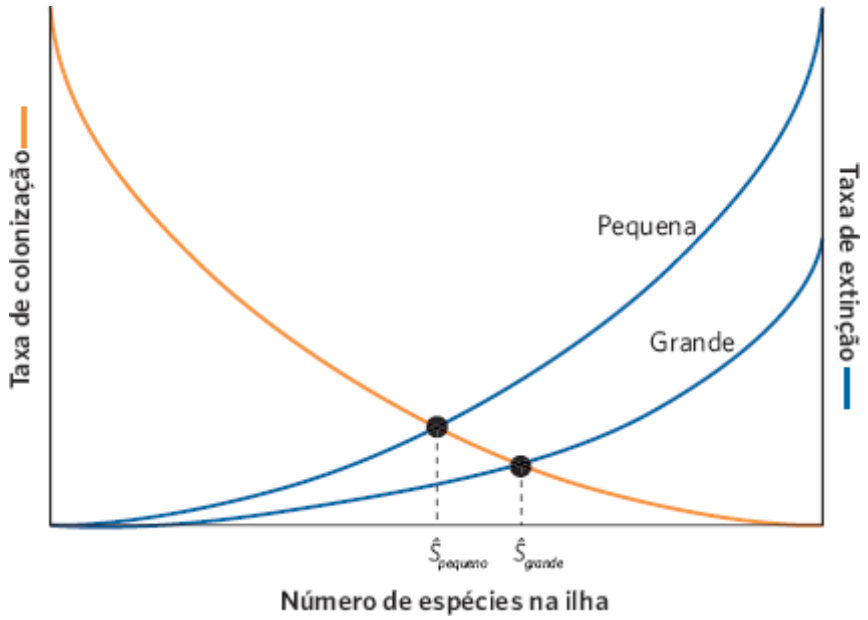


Figura 22.17 Efeitos do tamanho da ilha no número de equilíbrio de espécies. Como ilhas menores sustentam populações menores, que são mais vulneráveis à extinção, as ilhas menores têm curvas de extinção mais inclinadas. Em consequência, ilhas menores contêm ($\hat{S}_{pequeno}$) em comparação com ilhas maiores ($\hat{S}_{grande}$).

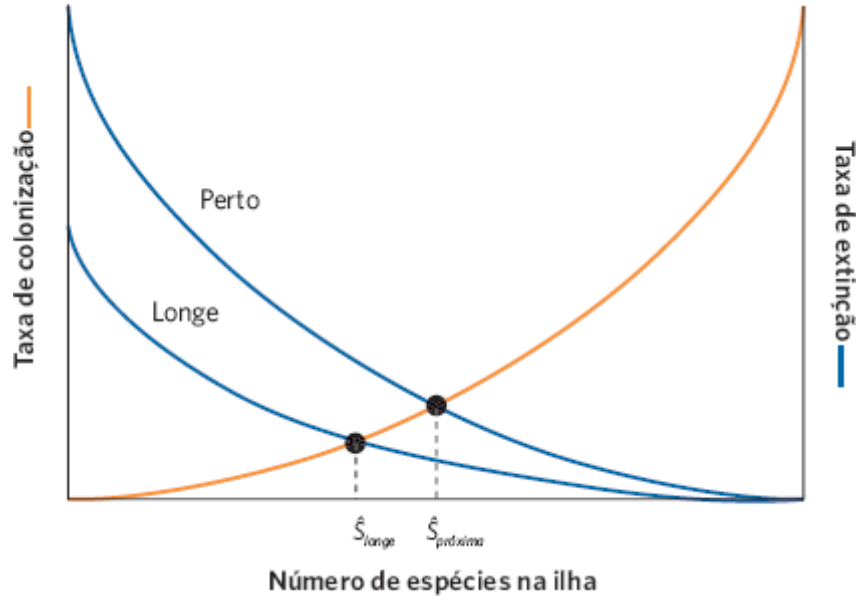


Figura 22.18 Efeitos do isolamento da ilha no número de equilíbrio de espécies. As ilhas que estão longe de uma fonte de novas espécies colonizadoras sofrem taxas mais baixas de colonização em comparação com as que estão próximas. Em consequência, as ilhas mais distantes contêm menos espécies no equilíbrio ($\hat{S}_{longe}$) que as ilhas próximas ($\hat{S}_{próxima}$).

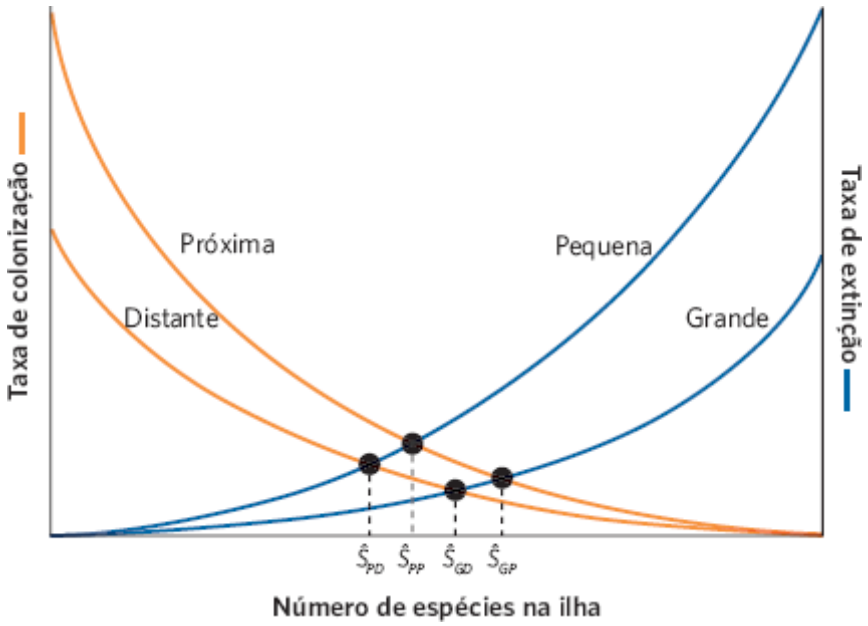


Figura 22.19 Efeitos combinados de tamanho e isolamento da ilha sobre a riqueza de espécies. Quando consideramos, simultaneamente, o tamanho e o isolamento da ilha, descobrimos que ilhas pequenas distantes de um continente devem ter o menor número de espécies no equilíbrio ($\hat{S}_{PL}$) enquanto as ilhas grandes que estão próximas ao continente devem ter o maior número de espécies ($\hat{S}_{GP}$).

Quando combinamos os efeitos de tamanho e isolamento da ilha de um continente, chegamos a várias previsões. Olhando para a Figura 22.19, vemos que as combinações de ilhas grandes *versus* pequenas e ilhas próximas *versus* distantes criam quatro diferentes pontos de equilíbrio possíveis. Mais uma vez, podemos seguir a linha pontilhada para baixo de cada ponto de equilíbrio, a fim de determinar quantas espécies estão previstas estarem em um tipo específico de ilha quando as taxas de colonização e extinção estão em equilíbrio. As ilhas pequenas que estão distantes de uma grande fonte de novas espécies devem conter o menor número de espécies. Por outro lado, as ilhas grandes próximas a uma grande fonte de espécies devem conter a maioria das espécies. Em resumo, a combinação do tamanho e do isolamento da ilha determina o número de espécies que a ilha pode reter.

APLICAÇÃO DA TEORIA AO PROJETO DE RESERVAS NATURAIS

Compreender os efeitos de tamanho, formato e distância das ilhas das fontes de espécies colonizadoras tem ajudado os cientistas a projetar reservas naturais para proteger a biodiversidade, como esboçado na Figura 22.20. Por exemplo, sabemos que áreas grandes costumam conter mais espécies que áreas pequenas, porque elas contêm uma diversidade maior de *habitats*. Áreas grandes podem sustentar populações maiores de cada espécie, o que reduz a taxa de extinção. Com base nessas observações, podemos dizer que separar reservas naturais grandes protegerá melhor a biodiversidade do que reservas pequenas. Analogamente, quando nos defrontarmos com a opção de montar uma única reserva grande, ou várias reservas pequenas com a mesma área total, a reserva grande única é frequentemente a melhor opção para preservar a biodiversidade. Contudo, um único *habitat* impõe diversos riscos. Quando uma espécie de interesse para conservação está localizada em um único grande *habitat*, é mais provável que a espécie seja destruída por um desastre natural ou uma doença.

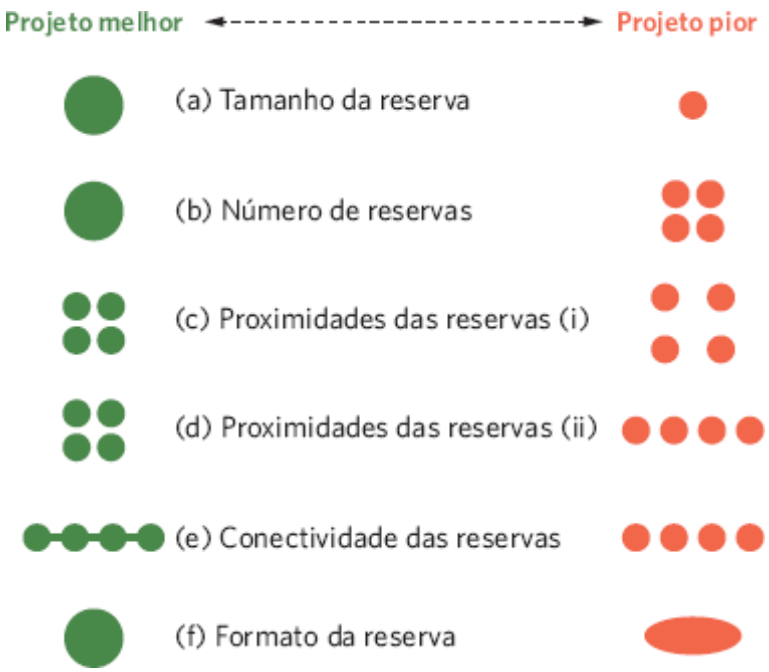


Figura 22.20 Projeto de reserva natural. O número, o formato, o tamanho e a proximidade de uma reserva afetam a probabilidade de sucesso de preservar a biodiversidade de uma região. Como apresentado nesta figura, alguns projetos têm maior probabilidade de serem melhores que outros para preservar a biodiversidade. (Adaptada de Diamond JM. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 1975;7: 129-146 e Williams JC *et al.* Spatial attributes and reserve design models. *Environmental Modeling and Assessment* 2005;10:163-181.)

Quando nos defrontamos com o desafio de criar múltiplas reservas, precisamos considerar a proximidade das reservas umas das outras. As reservas precisam estar próximas o bastante para que os organismos possam se dispersar entre elas, mas distantes o bastante para reduzir a capacidade de predadores e doenças se moverem entre elas. Estabelecer essa distância é um compromisso entre esses resultados positivos e negativos, e a melhor solução diferirá entre organismos com diferentes capacidades de dispersão. Às vezes, a distância ideal será definida pela espécie de maior interesse para conservação. Um desafio semelhante existe quando as reservas estão unidas por corredores, que proporcionam faixas de *habitats* hospitaleiros entre as reservas adjacentes.

Como sabemos que bordas aumentadas podem ter efeitos danosos às espécies que preferem viver no interior dos *habitats*, é também importante considerar o formato da reserva. Reservas arredondadas têm a menor razão de borda para área, enquanto reservas longas, finas e ovais ou retangulares têm razão de borda para área muito maior, o que favorece as espécies de borda. Embora o tamanho, o número, o formato e a proximidade das reservas sejam considerações importantes, frequentemente, o cenário ideal não é possível; as reservas naturais geralmente representam um compromisso entre as áreas que são desejáveis e as que estão disponíveis.

Em uma escala global, a biodiversidade é maior próximo ao equador e declina em direção aos polos

Examinamos os processos locais e regionais que afetam o número de espécies em um determinado lugar da Terra. Contudo, os padrões de biodiversidade também existem em uma escala global. Um dos padrões mais notáveis é que a riqueza de espécies de todos os táxons combinados é maior próximo aos trópicos e declina em direção aos polos. Por exemplo, um hectare de floresta geralmente tem menos de cinco espécies de árvores em uma região boreal, de 10 a 30 espécies nas regiões temperadas e até 300 espécies de árvores nas regiões tropicais. Essas tendências latitudinais na diversidade são generalizadas e se estendem até os oceanos. Nesta seção, exploraremos os padrões de diversidade dentro das latitudes e através delas. Então, discutiremos as duas hipóteses gerais para esses padrões de biodiversidades e exploraremos três processos importantes.

PADRÕES DE DIVERSIDADE

No Hemisfério Norte, o número de espécies na maioria de grupos de animais e plantas aumenta do norte para o sul. Por exemplo, quando o pesquisador contou o número de espécies de mamíferos que se poderia encontrar em blocos de *habitats* com 241 km de lado, ele descobriu que havia menos de 20 espécies de mamíferos por bloco no norte do Canadá; no entanto, havia mais de 50 espécies por bloco no sul do EUA. Você pode ver esses dados na Figura 22.21A.

O número de mamíferos também aumenta se você se mover de leste para oeste na América do Norte. Por exemplo, geralmente há de 50 a 75 espécies por bloco amostrado no leste, enquanto de 90 a 120 espécies por bloco no oeste. Tal padrão é provavelmente devido a uma quantidade maior de heterogeneidade de *habitats* nas cadeias extensas de montanhas do oeste da América do Norte. Essa heterogeneidade maior de ambientes no oeste, aparentemente, proporciona condições adequadas para um número maior de espécies, semelhantes ao padrão que vimos para as plantas na região do Cape Floristic no início deste capítulo.

O padrão de riqueza de espécies para as aves reprodutoras terrestres na América do Norte se assemelha ao padrão dos mamíferos, mas os padrões para os répteis, árvores e anfíbios são notavelmente diferentes, como mostram as Figuras 22.21B-D. A riqueza de espécies de répteis declina de maneira bastante uniforme à medida que a temperatura diminuiu em direção ao norte. Contudo, as árvores e os anfíbios são mais diversos na metade leste mais úmida da América do Norte que nas regiões mais secas e montanhosas do oeste.

O padrão geral de riqueza aumentado de espécies nas latitudes mais baixas, observado para as árvores e os animais vertebrados, também se mantém verdadeiro para os oceanos. Por exemplo, em 2010, pesquisadores compilaram milhões de registros de organismos marinhos em todo o mundo, incluindo as baleias, os golfinhos, os peixes e os corais. Quando examinaram os padrões globais de diversidade usando os mesmos blocos de 880 km de largura, como mostrado na Figura 22.22, descobriram que as diversidades mais altas ocorriam nos trópicos (incluindo a América Central e o sudeste da Ásia), enquanto a menor diversidade ocorreu próximo aos polos. Em uma dada latitude, também descobriram maior diversidade próximo à costa e outra menor no oceano aberto.

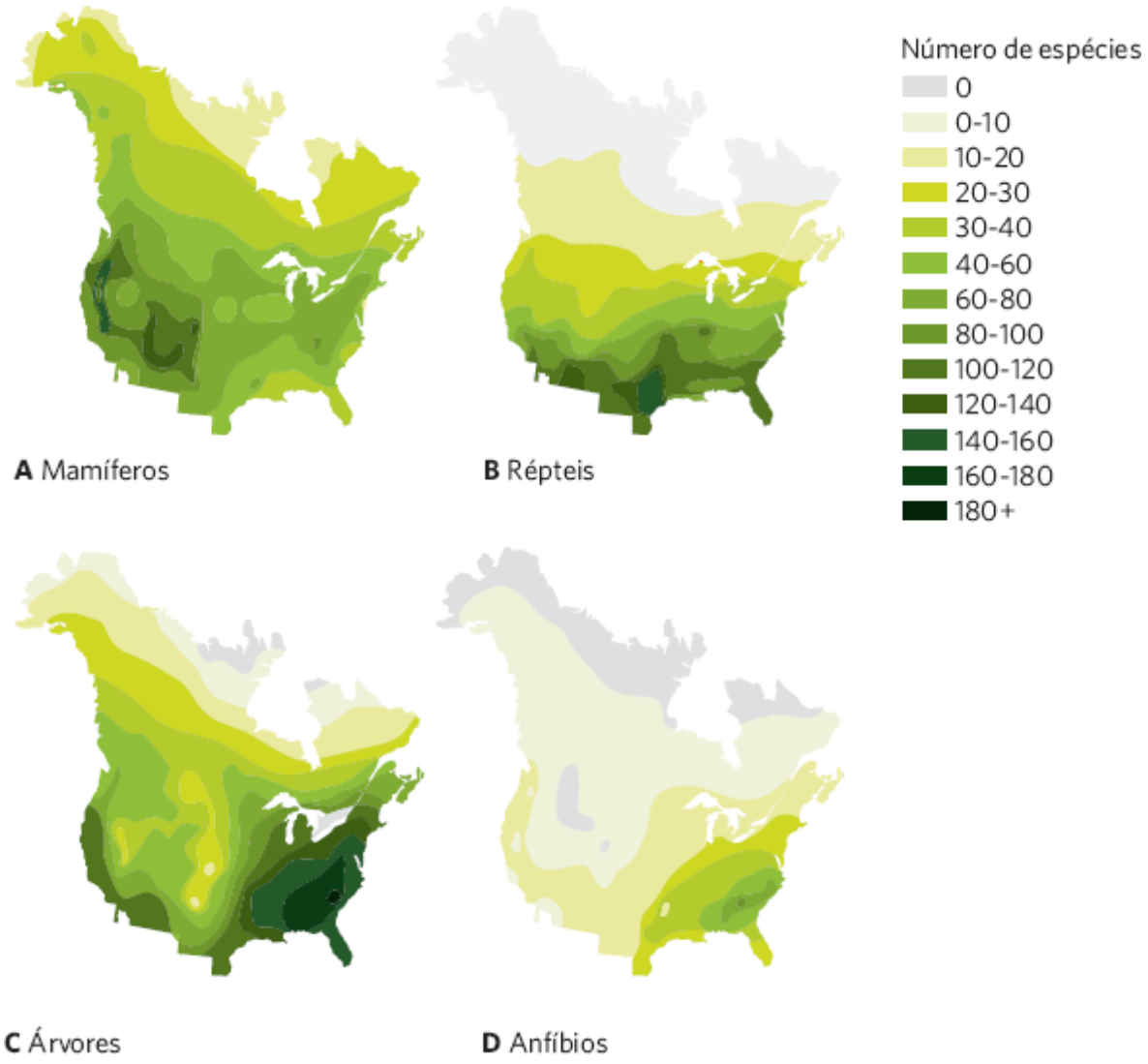


Figura 22.21 Padrões da diversidade na América do Norte. Quando um pesquisador examinou o número de espécies nos EUA e no Canadá, descobriu fortes padrões na riqueza de espécies. As linhas e os contornos no mapa indicam os números de espécies descobertas em blocos de terra com 241 km de largura. **A.** Os mamíferos aumentam em sua riqueza de espécie do norte para o sul e do leste para o oeste. **B.** Os répteis aumentam sua riqueza de espécies de norte para o sul. **C, D.** Tanto para as árvores quanto para os anfíbios, o número mais alto de espécies ocorre no sudeste, onde há combinação de alta precipitação e temperaturas quentes. (Dados de Currie DJ. Energy and large-scale spatial patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 1991;137: 27-49.)

OS PROCESSOS QUE SUBJAZEM AOS PADRÕESDE BIODIVERSIDADE

Por mais de um século, os ecólogos investigaram as razões para o declínio nas espécies à medida que nos movemos do equador para os polos. Historicamente, os ecólogos consideraram duas hipóteses gerais. De acordo com uma hipótese, as espécies estão continuamente sendo criadas ao longo do tempo e sem limite. Como a temperatura atual do mundo e as regiões polares sofreram repetidos avanços e recuos das geleiras durante a Era do Gelo, as espécies nessas regiões foram eliminadas ou forçadas para refúgios próximos ao equador. Por outro lado, como as regiões tropicais do mundo não sofreram glaciação, os *habitats* nessas áreas permaneceram estáveis por muito mais tempo, e assim tiveram mais tempo para acumular espécies.

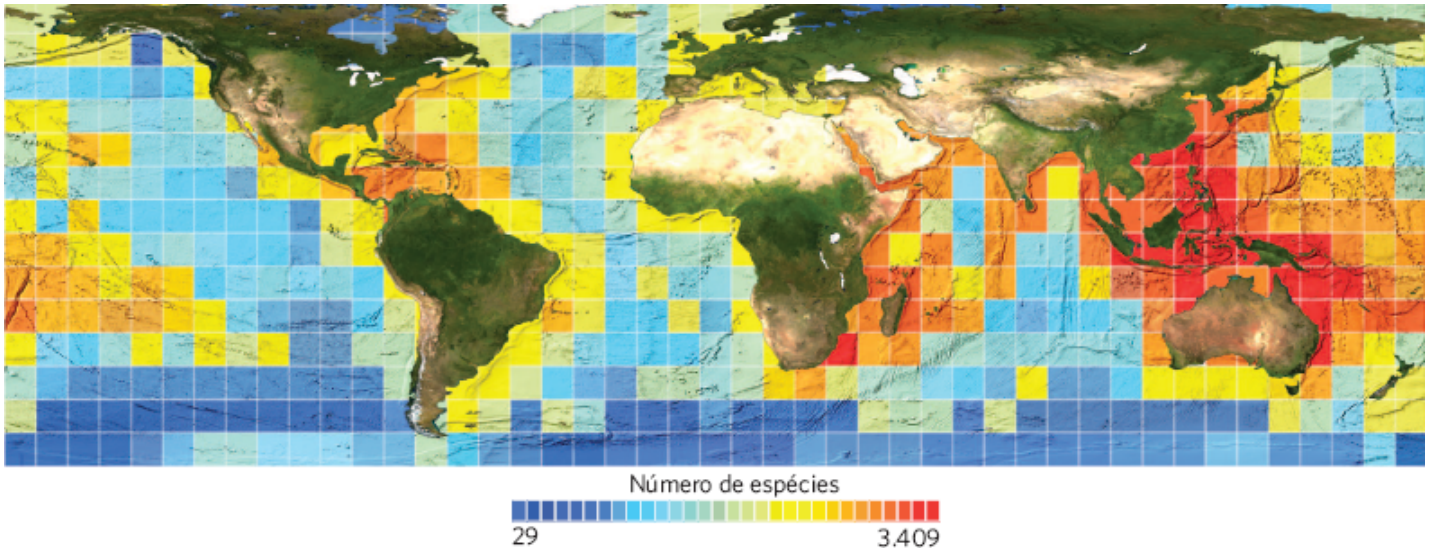


Figura 22.22 Padrões de biodiversidade marinha. No oceano, o número maior de espécies existe nos trópicos e declina em direção aos polos. Em uma dada latitude, mais espécies existem próximo às costas, e menos no oceano aberto. O número de espécies é calculado usando blocos de amostragem de 880 km de largura. (De acordo com Tittensor DP *et al.* Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 2010;466: 1098-1103.)

A segunda hipótese propõe que o número de espécies reflete um equilíbrio entre os processos que criam novas espécies e os que extinguem espécies, semelhante ao estado de equilíbrio descrito pela teoria da biogeografia de ilha. De acordo com essa hipótese, o número maior de espécies nos trópicos é resultado das taxas mais altas de especiação, ou taxas mais baixas de extinção, comparadas com as regiões temperadas e polares. Analogamente, a variação no número de espécies à medida que se move através de uma dada latitude deveria também refletir um equilíbrio entre os processos que criam novas espécies e destroem as existentes. Em seguida, consideraremos três processos que representam papéis significativos na determinação do número de espécies que ocorre em uma área: a heterogeneidade ecológica; a energia solar e a precipitação na terra; e a temperatura nas águas e nos oceanos.

O papel da heterogeneidade ecológica

Em qualquer dada latitude, encontramos mais espécies nas áreas onde há maior heterogeneidade ecológica, como a heterogeneidade nos solos e na vida vegetal. Por exemplo, os campos contêm vegetação que é menos heterogênea na forma de crescimento que as áreas de arbustos ou florestas decíduas. Levantamentos de aves na América do Norte mostram uma média de seis espécies no campo, 14 nos arbustos e 24 nas florestas decíduas das planícies. No Capítulo 18, foi discutido um fenômeno semelhante, quando procuramos por uma relação positiva entre a diversidade e a altura da vegetação, e a diversidade de aves (veja Figura 18.13). Esse mesmo padrão tem também sido observado em lagartos do sudoeste dos EUA, onde a diversidade de lagarto está associada à diversidade da vegetação, e nas plantas da região de Cape Floristic na África, onde a diversidade de plantas está associada à heterogeneidade dos solos.

A

B

Figura 22.23 Heterogeneidade de habitat. Embora os alagados sejam mais produtivos que os desertos, a relativa uniformidade do ambiente de alagado tem produzido baixa diversidade de espécies; enquanto a paisagem heterogênea dos desertos produz diversidade maior de espécies. Aqui estão retratadas: (**A**) a área selvagem do alagado do Rio White, em Wisconsin, e (**B**) a área de recreação do Canyon de Sabino, no Arizona. (Fotografias de (**A**) Lee Wilcox e (**B**) Ron Niebrugge/Alamy.)

Embora *habitats* terrestres mais produtivos tendam a ter mais espécies, a heterogeneidade de *habitat* pode também representar um papel na determinação na riqueza de espécies quando dois *habitats* têm níveis semelhantes de produtividade. Por exemplo, os *habitats* com menos variação na forma de crescimento vegetacional, como os campos, têm menos espécies animais que os *habitats* com produtividade semelhante com mais variedade na vegetação. Esse princípio também se aplica às plantas. Os brejos são altamente produtivos, mas têm uma paisagem relativamente uniforme, e assim contêm relativamente menos espécies de plantas. Embora a vegetação do deserto seja menos produtiva que a dos brejos, a maior heterogeneidade da paisagem do deserto proporciona lar para mais espécies de plantas (Figura 22.23).

O papel da energia solar e da precipitação na terra

O número de espécies encontradas em qualquer local à medida que se move dos polos para os trópicos está positivamente correlacionado com a quantidade de energia solar e a precipitação em cada local. Os ecólogos têm combinado a energia com a precipitação em uma medida chamada *evapotranspiração potencial*. A **evapotranspiração potencial** (**ETP** ou, do inglês, *potential evapotranspiration* [**PET**]) é a quantidade de água que poderia ser evaporada do solo e transpirada pelas plantas, dadas as temperaturas e umidades médias. Como a ETP integra a temperatura e a radiação solar, ela proporciona um índice para a energia global que entra em um determinado ambiente. Como mostra a Figura 22.24, a ETP se correlaciona com a riqueza de espécies dos vertebrados norte-americanos relativamente bem. Em cada grupo de vertebrados, a elevação inicial da ETP está associada a uma elevação na riqueza de espécies, o que reflete uma diversidade crescente do norte para o sul dentro do continente. Contudo, a riqueza de espécies acaba por se equilibrar em níveis muito altos de ETP. Tais níveis ocorrem à medida que nos movemos de leste para oeste nas latitudes médias, onde as temperaturas crescentes falham em melhorar a capacidade do ambiente de sustentar espécies de vertebrados adicionais. Nas partes áridas do oeste do continente, por exemplo, as temperaturas crescentes acabam por se tornar um estressor.

Evapotranspiração potencial (ETP ou PET) A quantidade de água que poderia ser evaporada do solo e transpirada pelas plantas, dadas as umidades e temperaturas médias.

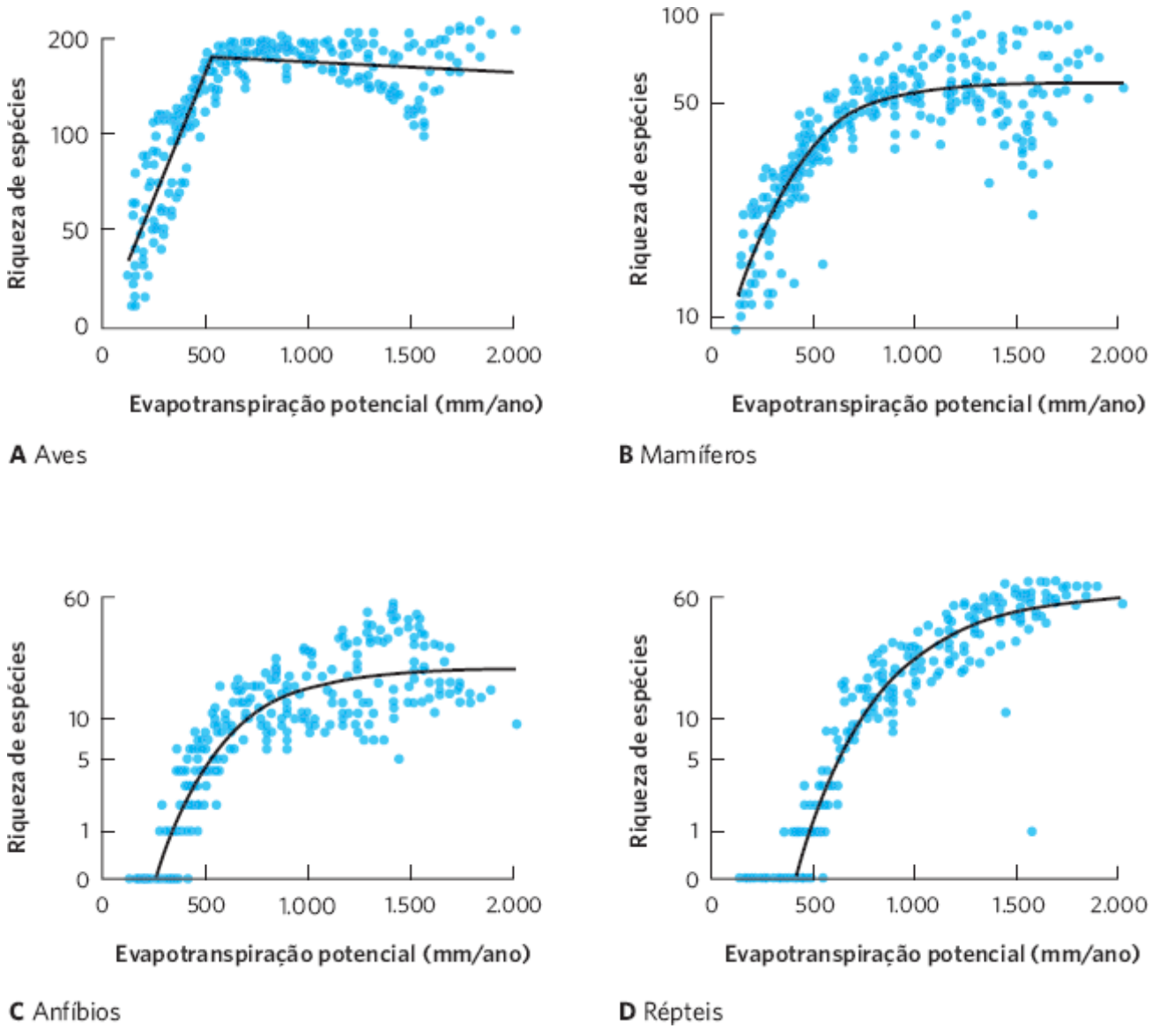


Figura 22.24 Relação entre diversidade de espécies e evapotranspiração potencial. Para todos os quatros grupos vertebrados, a evapotranspiração potencial de uma amostra está fortemente correlacionada com o número de espécies encontrado no bloco amostrado. (Dados de Currie DJ. Energy and large-scale spatial patterns of animal– and plant-species richness. *American Naturalist* 1991;137: 27-49.)

As correlações entre a ETP e a diversidade de espécies para os vertebrados terrestres têm levantado a ideia de que existe uma relação causal entre as duas variáveis. Essa hipótese da relação causal é conhecida como a **hipótese da energia-diversidade**, que estabelece que locais com quantidades maiores de energia são capazes de sustentar mais espécies. Quantidades maiores de energia também sustentariam abundâncias maiores de indivíduos para cada espécie, o que deveria reduzir a taxa de extinção. Além disso, uma entrada maior de energia deveria acelerar a taxa de mudança evolutiva e, portanto, aumentar a taxa de especiação. Embora essas ideias sejam atraentes, nenhum desses mecanismos foi constatado experimentalmente até o momento.

O papel da temperatura da água nos oceanos

Como vimos, a biodiversidade nos ambientes marinhos é maior nos trópicos que nas altas latitudes. Contudo, esse padrão não parece ser determinado pela maior produtividade dos trópicos. Embora a produtividade marinha seja máxima nas latitudes temperadas (veja Figura 20.6), a alta produtividade naquelas regiões é sazonal. Como você deve se lembrar, as diferenças de estratificação e temperatura da água nas zonas temperadas tornam os nutrientes prontamente disponíveis durante a mistura sazonal da coluna de água, mas escassas durante os períodos quando a água está estratificada. Por outro lado, os ambientes tropicais marinhos apresentam temperaturas relativamente estáveis, que levam a flutuações relativamente pequenas de nutrientes e a uma baixa, mas não constante, produtividade. Em 2010, pesquisadores testaram se os padrões na diversidade de espécies através dos oceanos apresentavam melhor explicação pela produtividade, pela temperatura média da água ou pela variação na temperatura da água. Eles descobriram que o único previsor significativo da biodiversidade marinha através das latitudes era a temperatura média da superfície do mar. Como uma temperatura média mais alta é uma medida de maior energia total, esse padrão sustenta ainda mais a hipótese da energia-diversidade.

Hipótese da energia-diversidade A hipótese de que os locais com quantidades maiores de energia são capazes de sustentar um número maior de espécies.

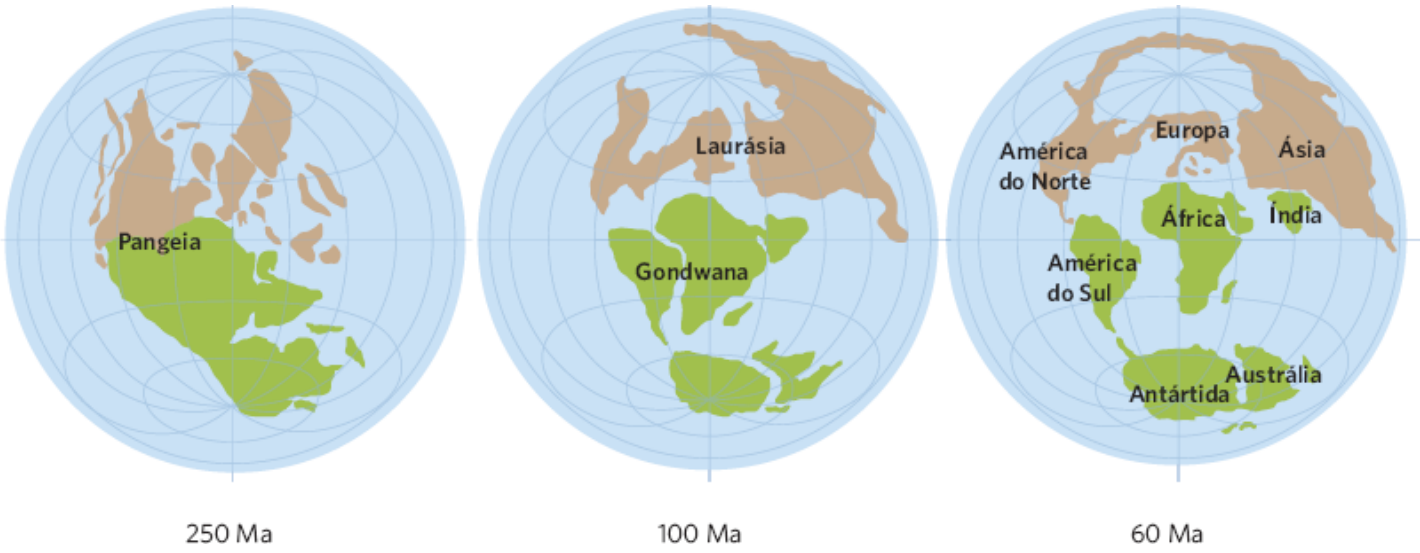


Figura 22.25 Deriva continental. Há cerca de 250 Ma, todas as massas terrestres do planeta estavam juntas na Pangeia. A Pangeia, mais tarde, se dividiu em Gondwana e Laurásia que, por sua vez, se dividiram nos continentes dos dias atuais. Muitas dessas massas de terras subsequentemente se uniram em novas configurações.

Os padrões de riqueza de espécies através e dentro de latitudes são potencialmente afetados por todos os três processos de heterogeneidade, temperatura do *habitat* e precipitação na terra e temperatura média nos oceanos. Em todos os três casos, os mecanismos envolvidos sugerem que a distribuição global da riqueza de espécies é o resultado de um equilíbrio entre os processos que criam novas espécies e os que causam a extinção das existentes.

A distribuição de espécies no mundo é afetada pela história da Terra

Quando consideramos os padrões de diversidade das espécies na Terra, precisamos lembrar que a Terra foi formada há 4,5 bilhões de anos, e a vida surgiu durante o primeiro bilhão de anos. Isso significa que as espécies da Terra hoje são o resultado de bilhões de anos de evolução, e que a diversidade atual surgiu em resposta às condições ambientais do passado.

Nesta seção, examinaremos como o movimento dos continentes e as mudanças históricas no clima afetaram a distribuição de espécies.

DERIVA CONTINENTAL

Durante a história da Terra, os continentes têm repetidamente se juntado e se separado. O movimento das massas de terra pela superfície da Terra é chamado de **deriva continental**. Esta ocorre porque os continentes são essencialmente ilhas gigantes de rocha de baixa densidade que se movem por meio das correntes de convecção do material semiderretido. Há cerca de 250 Ma, todas as massas da Terra estavam unidas em uma única massa terrestre, que os cientistas denominaram **Pangeia**, ilustrada na Figura 22.25. Por volta de 150 Ma, a Pangeia tinha se dividido em uma massa do norte, conhecida como **Laurásia**, e uma massa do sul, conhecida como **Gondwana**. A Laurásia subsequentemente se dividiu em América do Norte, Europa e Ásia, enquanto a Gondwana se dividiu em América do Sul, África, Antártida, Austrália e Índia. Por fim, a Índia colidiu com a Ásia, o que fez as terras se elevarem, criando o Himalaia. No Hemisfério Norte, um oceano Atlântico, ao se abrir, separou a Europa da América do Norte, mas uma ponte de terra já tinha se formado no outro lado do mundo, entre a América do Norte e a Ásia. Mais recentemente, a Europa e a África se juntaram há aproximadamente 17 Ma, e uma ponte de terra se formou entre a América do Norte e do Sul no Istmo do Panamá entre 3 e 6 Ma.

Uma consequência importante da deriva continental foram as oportunidades de mudança para dispersão entre os continentes. Uma vez separados, os continentes podiam desenvolver espécies de modo independente nas diferentes regiões da Terra. Por exemplo, como a Austrália passou por um longo período de isolamento dos outros continentes, ela desenvolveu muitos grupos únicos de espécies, que incluem uma grande variedade de animais marsupiais como os coalas, e plantas como o eucalipto. Quando os continentes se uniram mais tarde, grupos de organismos que eram únicos a uma massa de terra foram capazes de se transferir para novas áreas. Você deve se lembrar do Capítulo 3, no qual foi discutido que os camelos se originaram na América do Norte há cerca de 30 Ma. Quando a América do Norte se conectou com a Ásia pela ponte de terra de Bering no Alaska, os camelos se dispersaram para a Ásia e então se moveram para a África, onde se diversificaram nos modernos camelos e dromedários dos dias atuais. Por volta da mesma época, outros camelos se dispersaram para a América do Sul, onde, mais tarde, se diversificaram em lhamas, guanacos, vicunhas e alpacas. Em resumo, a história das conexões entre os continentes persiste nas distribuições dos animais e plantas dos dias atuais.

Deriva continental O movimento de massas de terra através da superfície da Terra.

Pangeia A massa de terra única que existiu na Terra há cerca de 250 Ma e, subsequentemente, se dividiu em Laurásia e Gondwana.

Laurásia A massa de terra do norte que se separou da Pangeia há cerca de 150 Ma e, subsequentemente, se dividiu em América do Norte, Europa e Ásia.

Gondwana A massa de terra do sul que se separou da Pangeia há cerca de 150 Ma e, subsequentemente, se dividiu em América do Sul, África, Antártida, Austrália e Índia.

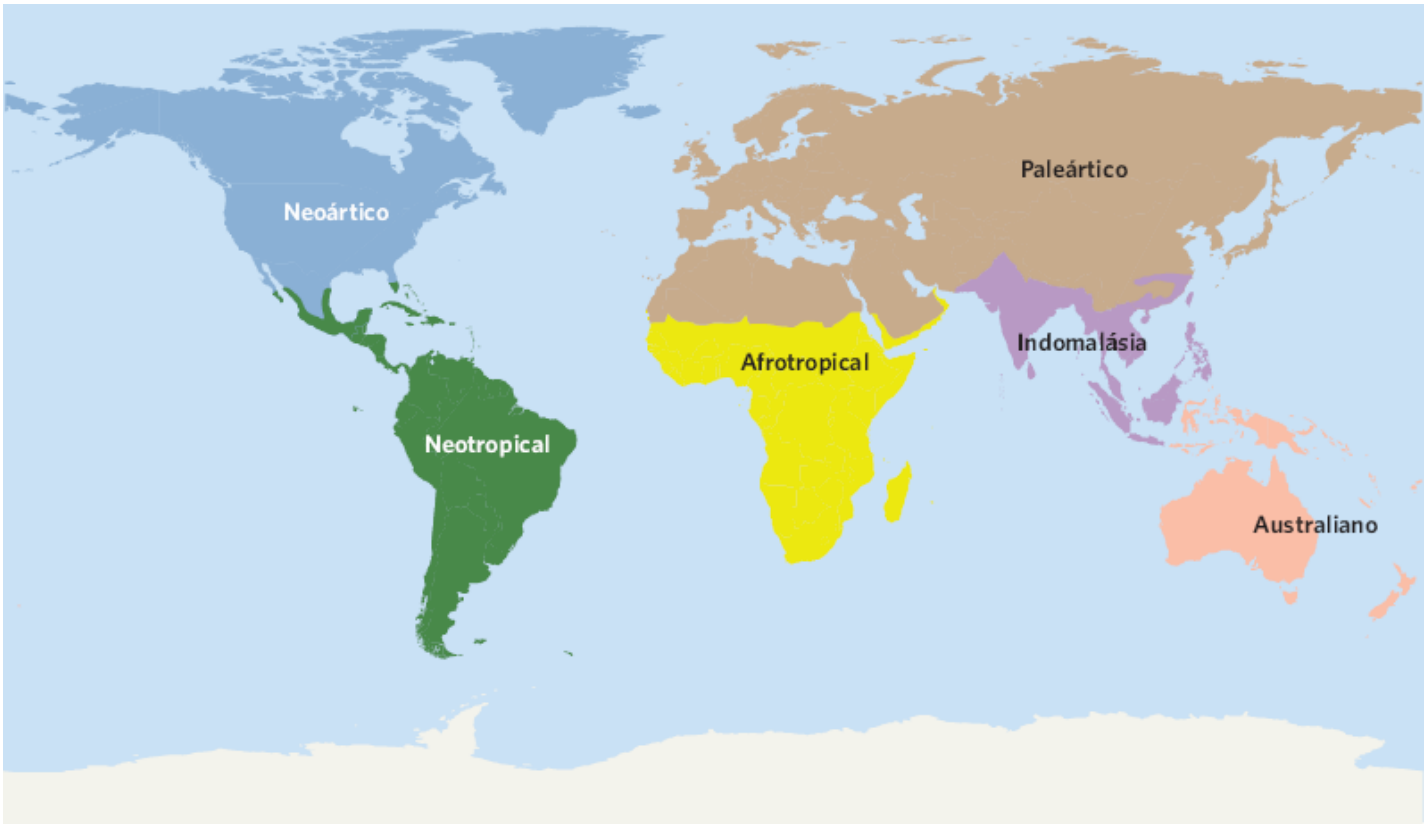


Figura 22.26 Regiões biogeográficas. As regiões terrestres do mundo podem ser classificadas em termos de grupos distintos de plantas e animais que refletem amplamente a história da deriva continental.

REGIÕES BIOGEOGRÁFICAS

Como a deriva continental possibilitou que cada continente desenvolvesse, de modo independente, grupos de organismos por longos períodos, podemos ver os padrões das distribuições de espécies em cada um deles. Alfred Wallace, um contemporâneo de Charles Darwin e codescobridor da evolução da seleção natural, descreveu primeiro esses padrões, e delineou seis grandes regiões zoogeográficas com base nas distribuições dos animais. Essas regiões, ilustradas na Figura 22.26, são ainda reconhecidas atualmente. Os botânicos também reconhecem seis grandes regiões biogeográficas, com base nas distribuições das plantas, com fronteiras que coincidem proximamente com aquelas das regiões zoogeográficas.

O Hemisfério Norte é dividido na **Região Neoártica**, que corresponde aproximadamente à América do Norte, e na **Região Paleártica**, que corresponde à Eurásia. Durante a maior parte dos últimos 100 milhões de anos, os continentes dessas regiões mantiveram conexões que são hoje conhecidas como a Groenlândia, entre a América do Norte e a Eurásia, e o Estreito de Behring, entre o Alasca e a Rússia. Consequentemente, essas duas regiões compartilham muitos grupos de animais e plantas. As florestas europeias parecem semelhantes para os turistas da América do Norte e vice-versa; embora poucas espécies sejam as mesmas, ambas as regiões têm representantes de muitos dos mesmos gêneros e famílias.

O Hemisfério Sul é dividido em quatro regiões biogeográficas. A **Região Neotropical** corresponde à América do Sul, e a **Região Afrotropical**, também conhecida como **Região Etiopiana**, corresponde à maior parte da África. Mais longe, para o leste, está a **Região Indomalásia**, também conhecida como **Região Oriental**, que inclui a Índia e o sudoeste da Ásia. A última região biogeográfica é a **Região Australasiana**, que inclui a Austrália, a Nova Zelândia e a Nova Guiné. Na descrição de Wallace, o continente da Antártida não foi incluído.

Região Neoártica A região biogeográfica do Hemisfério Norte que corresponde aproximadamente à América do Norte.

Região Paleártica A região biogeográfica do Hemisfério Norte que corresponde à Eurásia.

Região Neotropical A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde à América do Sul.

Região Afrotropical A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde à maior parte da África; também conhecida como **Região Etiopiana**.

Região Indomalásia A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde à Índia e ao sudoeste da Ásia; também conhecida como **Região Oriental**.

Cada uma dessas regiões contém grupos únicos de espécies que refletem suas longas histórias de isolamento do resto do mundo terrestre, e a troca subsequente de espécies após elas se juntarem. Por exemplo, quando o Istmo do Panamá se juntou às regiões Neoártica e Neotropical, houve uma grande (embora desigual) troca de mamíferos. Muitas linhagens da América do Norte se deslocaram para a América do Sul e causaram extinção da maioria dos animais marsupiais que tinham vindo para a América do Sul durante a primeira conexão com a Austrália. Por outro lado, somente poucos mamíferos se deslocaram para América do Norte vindos da América do Sul; os mais proeminentes são os gambás, um grupo de mamíferos marsupiais.

MUDANÇA HISTÓRICA DO CLIMA

Como vimos no Capítulo 5, a posição dos continentes e a circulação da água em volta dos continentes influenciaram a variação do clima por todo o mundo. Como os continentes estiveram derivando nos últimos 250 milhões de anos, não é surpresa que o clima do mundo sofresse mudanças dramáticas. Por exemplo, as regiões polares não têm sido sempre frias como são hoje. Essas regiões têm recebido sempre relativamente pouca energia solar devido ao ângulo do Sol. Contudo, quando os oceanos se estenderam dos trópicos para as áreas polares, as correntes oceânicas distribuíram calor de maneira mais uniforme, e os climas temperados puderam chegar até próximo dos polos.

Também conhecemos do registro fóssil que grandes partes da América do Norte e da Europa já tiveram climas tropicais. As florestas tropicais chegaram até a Rússia e o Canadá, e florestas temperadas quentes cobriram a ponte de terra de Bering do Alasca até a Ásia. Mais ainda, a conexão de terra da Antártida, entre a América do Sul e a Austrália, sustentou uma vegetação temperada e uma abundante vida animal. Contudo, à medida que a Antártida derivou sobre o polo sul, e a América do Norte e a Eurásia gradualmente envolveram o oceano polar do norte, o oceano Ártico se tornou bastante fechado entre a América do Norte e a Eurásia. Isso criou uma corrente oceânica circumpolar em volta da Antártida, o que provocou temperaturas mais frias nas altas latitudes. Em consequência, os climas da Terra tornaram-se mais fortemente diferenciados entre o equador e os polos. Os ambientes tropicais se retraíram em uma zona estreita próxima ao equador, e as zonas de clima temperado e boreal se expandiram. Essas mudanças de clima tiveram profundos efeitos nas distribuições geográficas das plantas e dos animais.

Há aproximadamente 2 Ma, o resfriamento gradual do planeta deu lugar a uma série de oscilações dramáticas no clima, conhecida como Era do Gelo. As mudanças do clima durante esse período tiveram efeitos dramáticos nos *habitats* e nos organismos na maior parte do mundo. Os períodos de alternância de resfriamento e aquecimento provocaram o avanço e a retração das coberturas de gelo das calotas polares nas altas latitudes na maior parte do Hemisfério Norte, e ciclos de climas frios e secos e quentes e úmidos nos trópicos. As calotas polares chegaram tão ao sul no Hemisfério Norte quanto os estados de Ohio e da Pensilvânia na América do Norte e cobriram boa parte do norte da Europa, levando as zonas de vegetação para o sul, possivelmente restringindo florestas tropicais a refúgios isolados onde as condições permaneceram úmidas.

Um exemplo notável desse rompimento é a migração das árvores de florestas no leste da América do Norte e na Europa. No pico do período glacial mais recente, muitas espécies de árvores estavam restritas a refúgios no sul, mas há aproximadamente 18 mil anos, o gelo começou a retroceder, e as florestas começaram a se espalhar para o norte novamente. Os grãos de pólen depositados nos lagos e brejos deixados pelas geleiras em retração registram as vindas e idas das espécies de plantas. Esses registros mostram que a composição das associações de plantas mudou à medida que as espécies migravam de volta para o norte através de diferentes rotas pela paisagem. As migrações de algumas espécies representativas de aves de seus refúgios do sul estão mapeadas na Figura 22.27. Como é possível ver nesta figura, as árvores de abeto moveram-se para o norte logo atrás das geleiras em retração. Os carvalhos se expandiram de seus refúgios no sul para cobrir a maior parte da região leste da América do Norte temperada, do sul do Canadá e até a Costa do Golfo. As cicutas se expandiram para a região dos Grandes Lagos e para o Canadá central.

As florestas da Europa sofreram ainda mais extinções do avanço das geleiras em comparação com as da América do Norte, porque as populações estavam impedidas de se moverem para o sul pelos Alpes e pelo Mar Mediterrâneo. Diversas espécies de árvores europeias do norte se extinguiram. Muitas espécies que sobreviveram estavam restritas aos refúgios no sul da Europa, dos quais se expandiram após as geleiras retrocederem começando há aproximadamente 18 mil anos. Uma pesquisa recente sugere que muitas espécies de árvore na Europa não tinham ainda se expandido completamente para as suas abrangências potenciais, o que sugere que a flora europeia não retornou a um estado de equilíbrio.

Neste capítulo, vimos que, para compreender a distribuição de espécies, é necessário considerar a ecologia tanto na escala de paisagem quanto na escala global. Ao fazer isso, vemos que a biodiversidade é mantida por fatores de macroescala, incluindo a área, o isolamento e os eventos históricos que continuam a mostrar seus efeitos até hoje. Em

"Ecologia hoje" veremos que esse conhecimento tem auxiliado os cientistas a projetar grandes reservas de natureza para ajudar a proteger a biodiversidade da Flórida.

Região Australasiana A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde a Austrália, Nova Zelândia e Nova Guiné.

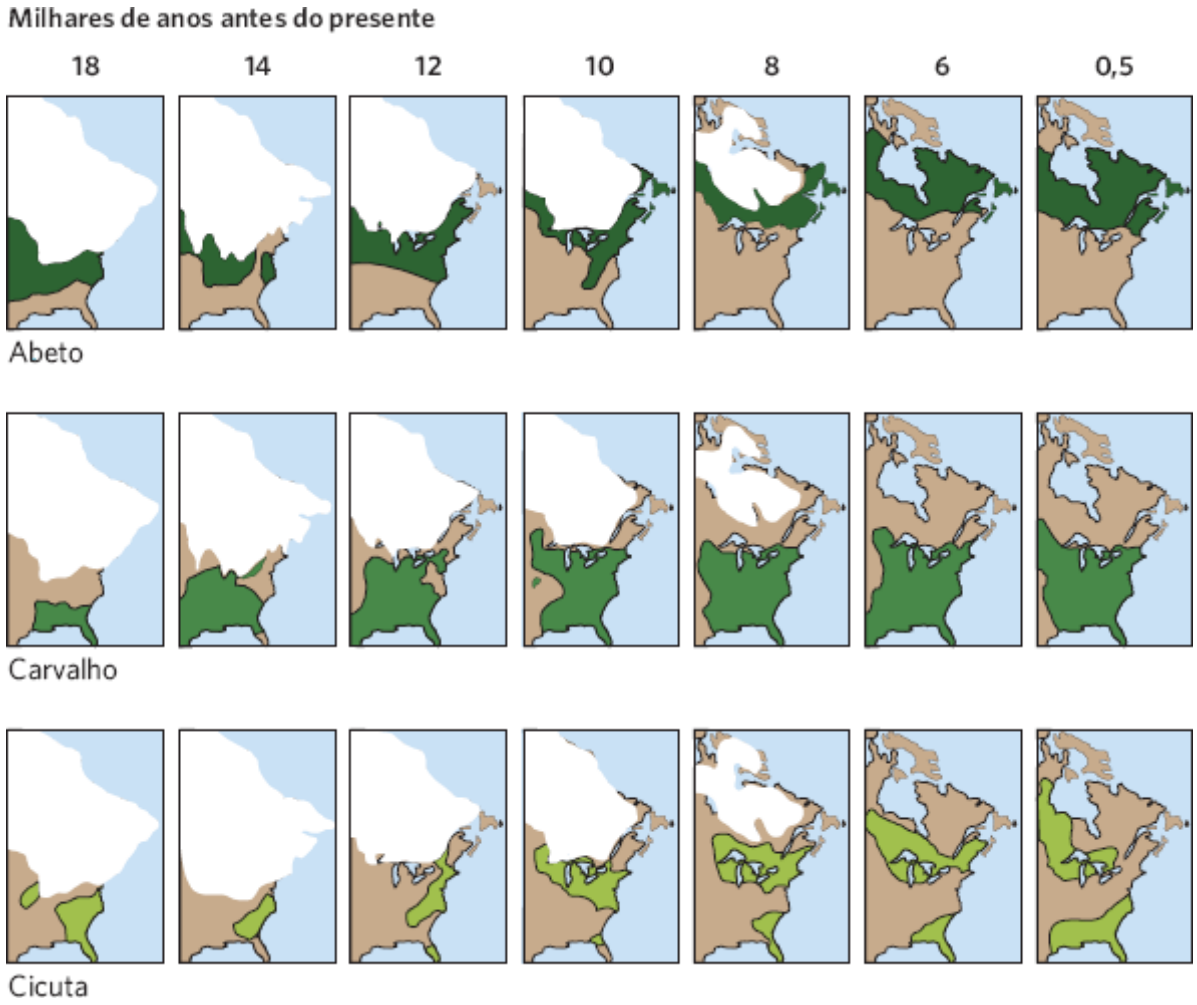


Figura 22.27 Mudança da distribuição de árvores após a retração das geleiras. À medida que as geleiras começaram a retroceder na América do Norte, há 18 mil anos, as árvores começaram a se mover para o norte, para colonizar os *habitats* expostos. (Dados de Jacobson GL *et al.* in Ruddiman WF, Wright HE, Jr. (eds). *North America During Deglaciation* [Geological Society of America, 1987] pp. 277-288.)

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

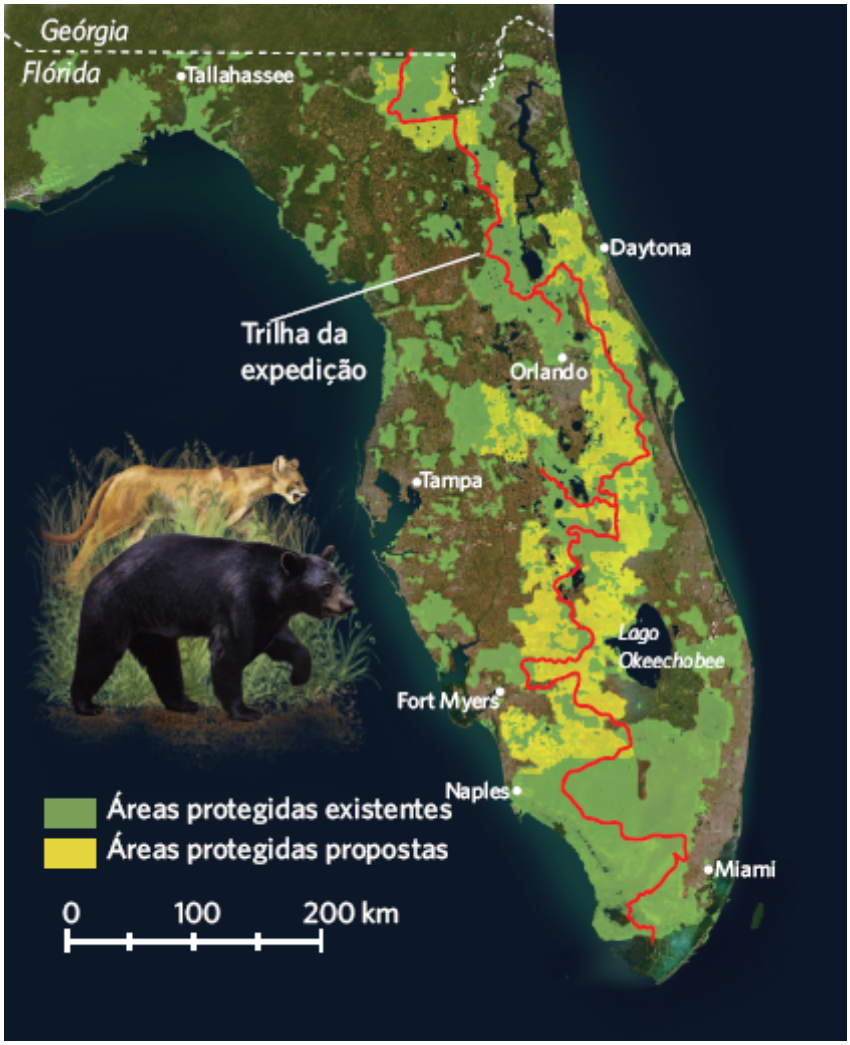
PEGANDO UM LONGO CAMINHO PARA A CONSERVAÇÃO

Pantera da Flórida. Muitas espécies, como esta pantera da Flórida – uma subespécie ameaçada do leão-da-montanha – devem se beneficiar do corredor de vida selvagem projetado na Flórida, que irá conectar grandes áreas de *habitats* protegidos. (Fotografia de Tom e Pat Leeson.)

Como vimos neste capítulo, a distribuição e a persistência da biodiversidade dependem de diversos fatores. Conhecer os fatores responsáveis pela manutenção da biodiversidade ajuda os ecólogos a projetar reservas naturais para proteger a biodiversidade. Por exemplo, nós sabemos que os grandes *habitats* geralmente contêm mais espécies que os pequenos, e assim separar reservas naturais grandes protegerá melhor a biodiversidade do que separar reservas pequenas. Analogamente, quando confrontado com a opção de separar uma única reserva grande ou várias reservas pequenas, com a mesma área total, uma única reserva grande é frequentemente a melhor opção para proteger a biodiversidade. Contudo, um único *habitat* impõe mais risco que uma doença ou desastre natural possa destruir a espécie que nós estamos tentando conservar. Se tivermos a oportunidade de criar múltiplas reservas, é preciso posicionar as reservas próximas o suficiente para que os organismos possam se dispersar entre os *habitats*, mas distantes o bastante para reduzir a capacidade de predadores e doenças se moverem com facilidade entre elas. Como um aumento na borda de *habitat* pode ter efeitos danosos para as espécies que preferem viver no interior dos *habitats*, também precisamos considerar o formato da reserva.

Embora tenhamos uma boa ideia sobre as características de uma reserva natural ideal, na realidade, o projeto de reservas naturais e os corredores que as conectam é amplamente determinado pelos *habitats* existentes, suas configurações e a propriedade das terras. Um exemplo excelente disso pode ser encontrado em um esforço de conservação conhecido como o Corredor Selvagem da Flórida, um plano visionário para criar uma conexão contínua de *habitats* protegidos da ponta sul da Flórida por todo o seu caminho até a Geórgia. Isso proporcionaria a um grande número de espécies (incluindo as ameaçadas, como a pantera da Flórida) uma enorme quantidade da terra para habitar por um longo tempo. O objetivo último é conectar diversas reservas naturais federais atuais, incluindo o Parque Nacional de Everglades, a Reserva Nacional do Grande Cipreste, a Floresta Nacional de Ocala e o Refúgio Selvagem Nacional de Okefenoke, com diversas propriedades do estado da Flórida, organizações de conservação como a Nature Conservancy e proprietários privados, incluindo grandes fazendas de gado.

Com uma multitude de proprietários, o corredor selvagem da Flórida é um estudo de caso excelente dos desafios apresentados para projetar reservas naturais. Trata-se de um problema tanto sociológico quanto ecológico e, assim, os promotores do corredor tinham de pensar sobre a campanha de relações públicas que seria tão grande quanto uma faixa de terra de 1.600 km abaixo da metade do estado. Em 2012, quatro líderes do projeto decidiram viajar por todo o percurso do corredor proposto, no que eles chamaram de "Mil milhas em cem dias". Deslocando-se a pé e em caiaques, os conservacionistas atravessaram pântanos, campos e florestas. Eles chamaram atenção para o seu esforço, usando fotografias e vídeos diários atualizados em seus *sites* da internet. Ao longo do caminho, juntaram-se a eles biólogos, conservacionistas, políticos e proprietários de fazendas privadas. Em cada parada, eles enfatizaram que a preservação dessa faixa de terra através da Flórida proporcionaria benefícios não apenas para os organismos que viviam em áreas silvestres, mas também aos residentes da Flórida, que contam com o turismo, bem como na água e na agricultura que vêm dessa região. Em 2012, no Dia da Terra, o centésimo dia da expedição foi completado no Parque Estadual Stephen C. Foster, no sul da Geórgia.



Corredor selvagem da Flórida. Os conservacionistas esperam conectar terras públicas e privadas por todo o estado da Flórida, de modo a promover o movimento de organismos selvagens entre os *habitats* e facilitar sua persistência a longo prazo.

O esforço para proteger a terra no corredor norte-sul através da Flórida está longe de ser completado, mas há um momentum crescente de muitas pessoas para encontrar uma maneira de proteger as terras que jazem entre o estado e as reservas federais e, ao mesmo tempo, reter as tradições de longo prazo da agricultura e das fazendas nas terras privadas. Se tal proteção puder ser alcançada, então o estado terá uma reserva total que é, ao mesmo tempo, grande e interconectada, e isso resultaria em uma persistência a longo prazo das espécies na região.

Fontes: Lindenmayer, D *et al*. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 2008; 11: 78-91.
The Florida Wildilfe Corridor (http://floridawildlifecorridor.org/about/)

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **A ecologia de paisagem examina os padrões e processos ecológicos em escalas espaciais grandes.** A heterogeneidade de *habitat* existe através da paisagem em resultado tanto de processos naturais quanto de atividades humanas, tanto no passado quanto nas eras modernas. Essa heterogeneidade possibilita que mais espécies existam na escala da paisagem que nas escalas locais. A diversidade de espécies pode mudar com a escala espacial; nós quantificamos a diversidade alfa na escala local, a diversidade gama na escala regional e a diversidade beta através dos *habitats*. O processo de seleção de espécies determina quais espécies do reservatório de espécie regional são encontradas em uma comunidade local.

■ **O número de espécies aumenta com a área.** O número de espécies encontradas nas áreas de diferentes tamanhos pode ser descrito por uma curva espécies-área. À medida que a amostra da área cresce, nota-se aumento na riqueza de espécies, porque começamos a mostrar novos *habitats* que contêm espécies diferentes. A fragmentação do *habitat* divide um grande *habitat* em vários *habitats* menores e, portanto, a quantidade de borda de *habitat*. Esses efeitos causam o declínio na abundância de muitas espécies, mas favorecem as espécies que preferem as bordas do *habitat*.

■ **A teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas incorpora tanto a área quanto o isolamento.** A diversidade de espécies é máxima nas ilhas grandes que estão próximas a uma fonte de espécies colonizadoras, pois essas ilhas têm uma taxa baixa de extinção de espécies e uma taxa alta de colonização por novas espécies.

Por outro lado, a diversidade de espécies é mínima nas ilhas pequenas que estão distantes de uma fonte de espécies colonizadoras, porque essas ilhas têm uma alta taxa de extinção de espécies e uma baixa taxa de colonização por novas espécies.

■ **Em uma escala global, a biodiversidade é maior perto do equador e declina em direção aos polos.** A diversidade de espécies pode também variar em um dado cinturão de latitude da heterogeneidade de *habitat*, da temperatura e da precipitação. Nos ecossistemas terrestres, o melhor previsor da diversidade de espécies é a evapotranspiração potencial. A hipótese de diversidade-energia estabelece que os locais com quantidades maiores de energia são capazes de sustentar mais espécies. Nos ecossistemas marinhos, o melhor previsor da diversidade de espécies é a temperatura da superfície da água.

■ **A distribuição de espécies no mundo é afetada pela história da Terra.** A deriva continental é o grande fator na determinação de distribuição de espécies. Conforme os continentes se juntaram e se separaram, eles sofreram linhagens evolutivas únicas, que são atualmente reconhecidas como regiões biogeográficas distintas. A deriva dos continentes tem também afetado as mudanças históricas de clima, incluindo mudanças generalizadas na distribuição das regiões tropicais, temperadas e polares por todo o mundo.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Explique como a fragmentação de uma paisagem pode ter tantos efeitos positivos quanto negativos sobre a biodiversidade.

2. Por que é importante considerar a qualidade do *habitat* da matriz que existe entre os fragmentos de *habitat*?

3. Como as amostras locais, a diversidade regional de *habitat* e o isolamento dos continentes afetam a inclinação da curva de relação espécie-área?

4. Compare e confronte as diversidades alfa, gama e beta.

5. Por que deveríamos esperar que as regiões com uma diversidade alta de espécies tivessem também apresentado uma alta diversidade de nichos?

6. Por que pequenas ilhas que estão distantes de um continente geralmente têm menos espécies que as grandes ilhas que estão perto do continente?

7. Como a deriva continental tem afetado os padrões globais de biodiversidade?

8. De que maneira a idade e a área de uma região deveriam afetar a sua riqueza de espécies?

9. Como o conhecimento dos padrões históricos e climáticos afeta a nossa interpretação dos padrões atuais da diversidade de espécies?

10. Qual é a relação entre o período de tempo que os continentes modernos ficaram conectados e a semelhança entre as espécies em cada continente?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | CURVAS DE ACUMULAÇÃO DE ESPÉCIES

Os ecólogos frequentemente precisam determinar o número de espécies em uma área que eles estão amostrando. Como discutido neste capítulo, eles podem usar uma equação para estimar o número total de espécies ou podem plotar uma curva de acumulação de espécies que indique o tamanho da amostra ao longo do eixo *x* e o número de espécies observadas ao longo do eixo *y*. Usando os dados nesta tabela, plote as curvas de acumulação de espécies para as comunidades de florestas A e B.

Com base no seu gráfico, qual comunidade foi apresentada suficientemente para proporcionar uma boa estimativa da riqueza de espécies existente e qual comunidade requer mais amostragem? Explique sua resposta.

NÚMERO DE INDIVÍDUOS AMOSTRADOS	NÚMERO DE ESPÉCIES OBSERVADAS NA COMUNIDADE A	NÚMERO DE ESPÉCIES OBSERVADAS NA COMUNIDADE B
20	12	5
40	20	10
60	27	15
80	33	19
100	38	23
120	42	27
140	45	30

160	47	33
180	48	36
200	48	38

CAPÍTULO 23

Conservação Global da Biodiversidade

Conservação da biodiversidade. Os esforços estão sendo feitos para proteger a biodiversidade do mundo, incluindo essa rã arborícola ameaçada (*Polypedates fastigo*) do Sri Lanka. (Fotografia de Fletcher e Baylis/Science Source.)

Proteção dos Hotspots da Biodiversidade

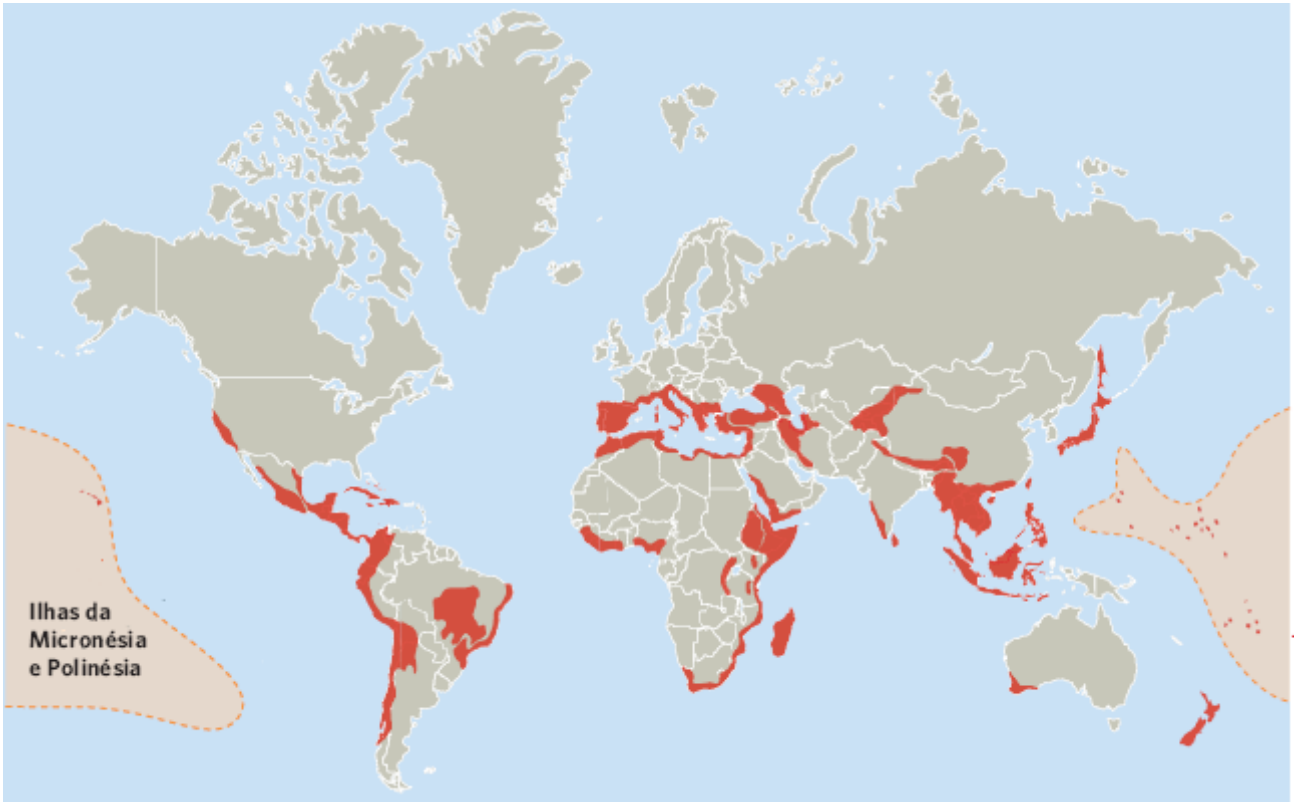
A biodiversidade do mundo enfrenta uma ampla variedade de ameaças de uma população humana crescente, o que tem feito as espécies se extinguirem em uma taxa rápida. Para inverter essa espiral decrescente, os conservacionistas procuram maneiras de proteger os ecossistemas aquáticos e terrestres, de modo que as ameaças das atividades humanas possam ser reduzidas ou eliminadas. Uma abordagem comum para preservar as espécies é proteger seus *habitats*. Há, no entanto, limites até quanto um *habitat* pode ser protegido: nem todos os *habitats* estão disponíveis para compra, e fatores políticos e econômicos frequentemente representam um papel para determinar se um determinado *habitat* pode ser preservado. Com todas essas limitações, como devemos priorizar a proteção da biodiversidade do mundo?

> **"Como devemos priorizar a proteção da biodiversidade do mundo?"**

Em 1998, Norman Myers notou que pequenas áreas isoladas, como as ilhas tropicais, contêm uma grande proporção de espécies endêmicas, as quais têm uma distribuição relativamente restrita e não são encontradas em outras partes do mundo. Portanto, uma grande proporção das espécies terrestres do mundo está localizada em partes terrestres relativamente pequenas do planeta. Myers questionou se devemos concentrar nossos esforços de conservação sobre essas áreas especialmente ricas (que ele definiu como *hotspots* de biodiversidade), visto que conservar essas áreas salvaria a maioria das espécies.

Myers identificou 10 locais na Terra como *hotspots* de biodiversidade. Logo depois, a organização Conservação Internacional (Conservation International) adotou a abordagem de Myers e decidiu que os *hotspots* deveriam ser definidos como áreas que continham pelo menos 1.500 espécies endêmicas de plantas, e que tinham sofrido pelo menos 70% da perda da vegetação em decorrência de atividades humanas. Esse critério identificaria as áreas de alta riqueza de espécies enfrentando ameaças significativas. O grupo assumiu que as regiões com alta diversidade de plantas também continham alta diversidade de animais. A Conservação Internacional identificou 34 *hotspots* de biodiversidade em todo o mundo, incluindo as ilhas do Caribe, a região do Cape Floristic da África do Sul e diversos locais das ilhas do sudeste da Ásia. Em conjunto, esses locais representam 2,3% da superfície terrestre do planeta, mas contêm 50% das plantas do mundo (mais de 150 mil espécies) e 42% dos animais vertebrados (quase 12.000 espécies). Um esforço semelhante está sendo feito para os *hotspots* aquáticos, embora a conservação de peixes em declínio e da diversidade de invertebrados permaneça ainda em estágios iniciais.

Embora identificar os *hotspots* com base em altos números de espécies endêmicas seja certamente razoável, alguns cientistas têm sugerido outras abordagens. Uma delas seria nos focalizarmos nas áreas que simplesmente dispõem de alta riqueza de espécies. Por exemplo, a floresta úmida da Amazônia tem um número muito alto de espécies, mas a maioria delas não está restrita a áreas geográficas pequenas. Outra abordagem seria priorizar os lugares ricos em espécies que enfrentam as maiores presentes e futuras ameaças de extinção de espécies, como locais que têm (ou estão projetados para ter) crescimento rápido da população humana. Cada abordagem sustenta uma lista diferente de prioridades de proteção. No entanto, focalizar as prioridades de conservação nos locais com alta diversidade exclui, automaticamente, os lugares com baixa diversidade com espécies com as quais as pessoas se preocupam, tais como o bisão, os lobos e os ursos-cinzentos que vivem no oeste da América do Norte. Além disso, coloca ênfase sobre a riqueza de espécies em vez de funções importantes que muitos ecossistemas proporcionam. Como exemplo, embora os alagados geralmente tenham baixa diversidade de plantas, eles são incrivelmente importantes para o controle de inundação e infiltração da água.



Os *hotspots* da biodiversidade. Trinta e quatro *hotspots* de biodiversidade foram identificados para os sítios terrestres por todo o mundo. Esses sítios contêm pelo menos 1.500 espécies endêmicas de plantas e têm sofrido um declínio de pelo menos 70% em sua vegetação. Embora o critério usado tenha como base as plantas, essas áreas também contêm alta diversidade de animais. (Desenhado a partir de http://specieslist.com/images/external/ci-hotspots.jpg.)

Está claro que podemos assumir diversas abordagens de como priorizar a conservação da biodiversidade. Todas essas abordagens procuram nos ajudar a investir nossos recursos limitados para salvar a maior parte da biodiversidade que possivelmente pudermos. Neste capítulo, o foco será sobre os serviços que recebemos da biodiversidade, as causas do seu declínio e os esforços que estão sendo feitos para salvá-la.

Fontes: Bacchetta G *et al.* A new method to set conservation prioritis in biodiversity hotspots. *Plant Biosystems* 2012; 146: 638-648.
Kareiva P, Marvier M. Conserving biodiversity coldspots. *American Scientist* 91 (2003): 344-351.
Myers N *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorites. *Nature* 2000; 403: 853-858.
Orme CD *et al*. Global hotspost of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 2005; 436:1016-1019.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O valor da biodiversidade surge de considerações sociais, econômicas e ecológicas.
- Embora a extinção seja um processo natural, sua taxa atual é sem precedentes.
- As atividades humanas estão causando a perda da biodiversidade.
- Os esforços de conservação podem reduzir ou reverter declínios na biodiversidade.

▶ Neste livro, temos examinado fatores que afetam a distribuição das espécies por todo o mundo. Vimos que essas distribuições são resultados das condições abióticas que uma espécie pode tolerar, as interações positivas e negativas que ocorrem entre as espécies, a capacidade de se dispersar para *habitats* adequados e os processos históricos que incluem o movimento dos continentes do mundo. Além disso, também examinamos como as atividades humanas afetaram determinadas espécies e como os esforços de conservação têm tentado minimizar esses impactos. Neste capítulo final, assumiremos uma visão ampla do declínio da biodiversidade em todo o planeta. Começamos considerando os muitos diferentes modos pelos quais as pessoas valorizam a biodiversidade; então compararemos as taxas atuais do declínio da biodiversidade com as taxas históricas e examinaremos as maneiras pelas quais as atividades humanas contribuem para esses declínios. Finalmente, discutiremos os esforços em andamento para reduzir ou até mesmo reverter o declínio da biodiversidade.

O valor da biodiversidade surge de considerações sociais, econômicas e ecológicas

Um caso para conservar a biodiversidade do planeta pode refletir uma gama de diferentes valores. Por exemplo, o **valor instrumental da biodiversidade** se concentra nos valores econômicos que as espécies podem proporcionar, tais como madeira para construir ou plantações para comer. Por outro lado, o **valor intrínseco da biodiversidade** reconhece que as espécies têm valores inerentes, nelas e delas mesmas, que não estão relacionados com qualquer benefício econômico. Naturalmente, as espécies e os ecossistemas podem ter, ao mesmo tempo, ambos os valores instrumentais e intrínsecos.

VALORES INSTRUMENTAIS

O benefício total proporcionado pela biodiversidade é difícil de estimar, porque muito da biodiversidade do mundo permanece não descoberta, e os valores de cada espécie e ecossistema podem ser difíceis de estimar. Contudo, os pesquisadores têm tentado fazer isso; por exemplo, o benefício econômico total da biodiversidade nos EUA é estimado em US$ 319 bilhões por ano. Para ter uma perspectiva, isso é cerca de 10% do Produto Interno Bruto anual dos EUA. No nível global, as estimativas do benefício total da biodiversidade variam de US$ 3 trilhões a US$ 54 trilhões. Podemos agrupar os valores instrumentais da biodiversidade em quatro categorias de serviços: *provisionamento, regulação, cultural* e *de suporte*.

Serviços de provisionamento

Os **serviços de provisionamento** são benefícios da biodiversidade que proporcionam produtos que os humanos usam, incluindo madeira, pele, carne, plantações, água e fibras. Em muitos casos, plantas e animais da natureza têm sido cultivados ou domesticados e, então, seletivamente criados para realçar suas qualidades valiosas. As provisões também incluem as substâncias farmacêuticas que se originam de plantas e animais; quase 70% das 150 substâncias farmacêuticas mais importantes se originaram de substâncias químicas produzidas na natureza. Um exemplo proeminente de dois benefícios econômicos dessas substâncias é o Taxol®, que é usado para combater o câncer. Atualmente, o Taxol® é sintetizado em laboratório, mas ele é original da árvore teixo do Pacífico (*Taxus brevifolia*) (Figura 23.1). Essa substância química única é responsável por mais de US$ 1,5 bilhão em vendas anualmente em todo o mundo. Nos últimos 25 anos, mais de 800 substâncias químicas naturais foram identificadas na busca para prover tratamento para tudo, desde câncer até contracepção, e não há ainda indicação de que a velocidade dessas descobertas esteja diminuindo.

Valor instrumental da biodiversidade Um foco no valor econômico que uma espécie pode prover.

Valor intrínseco da biodiversidade Um foco no valor inerente de uma espécie, não relacionado com qualquer benefício econômico.

Serviços de provisionamento Os benefícios da biodiversidade que os humanos utilizam, incluindo madeira, pele, carne, plantações, água e fibras.

Figura 23.1 Serviços de provisionamento. O teixo do Pacífico é uma das muitas espécies que têm servido como fonte crítica de substâncias químicas farmacêuticas para melhorar a saúde humana. (Fotografia de Inga Spence/Alamy.)

Serviços de regulação

Os **serviços de regulação** são os benefícios da biodiversidade que incluem a regulação do clima, o controle de inundações e a purificação da água. Por exemplo, os alagados absorvem grandes quantidades de água e assim impedem a inundação de águas superficiais durante o período chuvoso. As plantas que vivem nos alagados também removem contaminantes da água, tornando-a mais adequada para beber. O CO_2 absorvido do ar pelos produtores na terra e no oceano é outro serviço de regulação. Das 8 gigatoneladas de carbono que são introduzidas no ar a cada ano pelas atividades humanas, em torno de 4 gigatoneladas são retiradas do ar pelos produtores, o que reduz os efeitos que os humanos têm sobre as temperaturas globais devido ao aquecimento global.

Serviços culturais

Os **serviços culturais** são benefícios da biodiversidade que proporcionam valores estéticos, espirituais ou recreacionais. Por exemplo, os serviços culturais incluem os benefícios que as pessoas obtêm quando elas vão caminhar, acampar, andar de barco ou observar as árvores. As pessoas pagam para visitar áreas de beleza natural, como os Everglades da Flórida nos EUA, ou o Parque Nacional de Banff no Canadá. Às vezes, áreas são preservadas porque a receita vinda de turistas pode exceder o que seria recebido do desmatamento de uma floresta ou do uso da terra para habitação e indústria. Muitos países

tropicais têm capitalizado essa atração ao criar parques e sustentar serviços para os turistas. No Parque Nacional de Palo Verde na Costa Rica, por exemplo, os macacos e as belas aves tropicais atraem turistas para as áreas onde as espécies são protegidas (Figura 23.2). A diversidade por si só é frequentemente uma atração em florestas úmidas tropicais e recifes de coral, visto que esses ecossistemas contêm centenas de espécies diferentes de árvores, aves, corais ou peixes.

Serviços de suporte

Os **serviços de suporte** são serviços da biodiversidade que tornam possível aos ecossistemas existir, tais como a produção primária, a formação do solo e a ciclagem de nutrientes. Como vimos nos Capítulos 20 e 21, esses processos são essenciais para a existência das espécies e dos ecossistemas. Não haveria ecossistemas sem os produtores que capturam a energia do Sol e, então, a transferem para todos os outros níveis tróficos. Analogamente, tanto a formação do solo quanto a ciclagem de nutrientes representam papéis-chave na sobrevivência nos ecossistemas existentes.

VALORES INTRÍNSECOS

Em contraste com os valores instrumentais, os valores intrínsecos da biodiversidade não proporcionam quaisquer benefícios econômicos para os humanos. Em vez disso, as pessoas que dão valor intrínseco à biodiversidade sentem obrigações religiosas, morais ou éticas para preservar as espécies do mundo. Contudo, torna-se muito difícil priorizar os esforços de conservação somente argumentando que todas as espécies são intrinsecamente valiosas. Na realidade, podemos considerar tanto os valores instrumentais quanto os intrínsecos ao decidir como focalizar nossos esforços de conservação.

Figura 23.2 Atraindo turistas para o Parque Nacional de Palo Verde. Exemplos notáveis de biodiversidade, como este resplandecente quetzal (*Pharomachrus mocinno*), atraem turistas de todo o mundo. (Fotografia de Rolf Nussbaumer. Photography/Alamy.)

Embora a extinção seja um processo natural, sua taxa atual é sem precedentes

É difícil estimar o número atual de espécies na Terra. O que sabemos é que 1,3 milhão de espécies receberam nomes científicos e em torno de 15 mil novas espécies são descritas a cada ano. Embora as estimativas para o número total das espécies variem de 3 a 100 milhões, dependendo das premissas adotadas, a maioria dos cientistas concorda que deve haver cerca de 10 milhões de espécies. Algumas espécies estão declinando em abundância e enfrentando a extinção, à medida que se continua a alterar os ecossistemas terrestres e aquáticos. Contudo, como vimos neste livro, algumas extinções são naturais. Portanto, precisamos compreender as taxas de extinção históricas *versus* as taxas de extinção modernas. Nesta

seção, exploraremos as taxas passadas e presentes da extinção, e então examinaremos como alguns grupos específicos de organismos estão se saindo. Como parte dessa discussão, consideraremos ambos os declínios na diversidade de espécies e na diversidade genética.

Serviços de regulação Os benefícios da biodiversidade que incluem a regulação do clima, o controle de inundações e a purificação da água.

Serviços culturais São benefícios da biodiversidade que proporcionam valores estéticos, espirituais ou recreacionais.

Serviços de suporte São serviços da biodiversidade que tornam possível aos ecossistemas existir, tais como a produção primária, a formação do solo e a ciclagem de nutrientes.

TAXAS DE EXTINÇÃO DE FUNDO

Nos últimos 500 milhões de anos, o mundo sofreu cinco **eventos de extinção em massa**, que são definidos como eventos nos quais pelo menos 75% das espécies existentes se extinguiram em um período de 2 milhões de anos. Durante esses eventos, grandes números de espécies, gêneros e famílias em todo o mundo se extinguiram, como ilustrado na Figura 23.3. Em cada um desses eventos, as extinções não foram instantâneas, mas, em vez disso, ocorreram em períodos de aproximadamente 2 milhões de anos. Durante a primeira extinção em massa, em torno de 443 Ma, a maioria das espécies vivia nos oceanos. Uma era do gelo fez com que os níveis do mar caíssem e a química do oceano mudasse, o que resultou em 86% de espécies extintas. A segunda extinção em massa aconteceu há 359 Ma, quando grande parte do oceano não tinha oxigênio (por razões que não estão claras) e 75% de todas as espécies foram extintas. Durante a terceira extinção em massa (248 Ma), incríveis 96% de todas as espécies então presentes na Terra foram extintas. Embora os pesquisadores tenham construído múltiplas hipóteses para explicar essa terceira extinção em massa, nós ainda estamos incertos sobre suas causas. A quarta extinção em massa, que ocorreu há 200 Ma, causou 80% de extinção das espécies no mundo. As hipóteses para a causa dessa quarta extinção incluem uma crescente atividade vulcânica, colisões de asteroides com a Terra e mudança do clima.

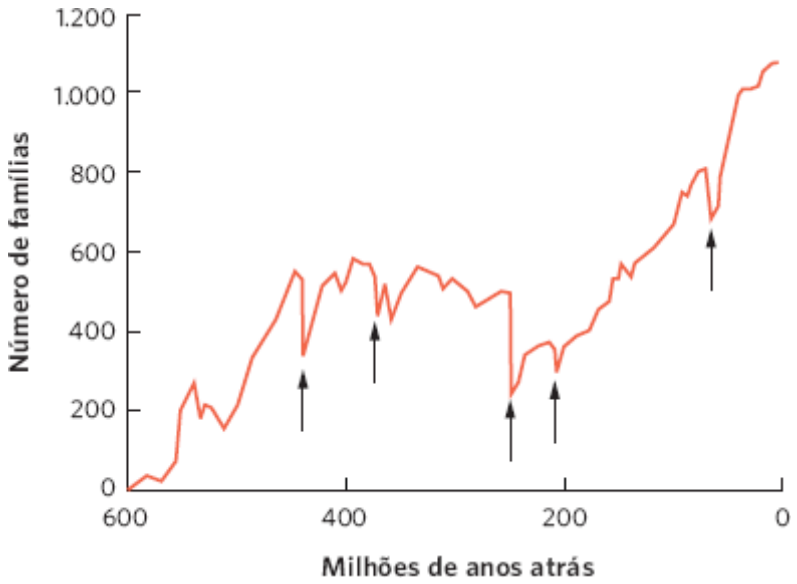


Figura 23.3 Extinções em massa. Nos últimos 500 milhões de anos, ocorreram cinco extinções em massa. Durante esses períodos, o mundo sofreu um significativo declínio no número de famílias, que significa que houve declínios também no número de gêneros e espécies. Uma especiação continuada durante os anos subsequentes ajudou a contrabalançar essas extinções. (Dados de Sepkoski JJ. Jr. Ten years in the library. New data confirm paleontological data. *Paleobiology* 1993;19:43-51.)

A bem conhecida extinção em massa é a quinta, que aconteceu há 65 Ma, e incluiu a extinção dos dinossauros. Esse evento é atribuído a diversos fatores. Primeiramente, vieram as erupções vulcânicas e as mudanças nos climas causaram longos períodos de tempo frio. Isso foi seguido por um esteroide maciço que atingiu a Península de Yucatan no México. O asteroide é estimado ter 10 km de diâmetro e atingiu com uma força de mais de 1 bilhão de vezes aquela da bomba atômica jogada em Hiroshima durante a Segunda Guerra Mundial. A explosão criou uma cratera maciça de 180 km de largura. Os cientistas formulam a hipótese de que a explosão colocou tanta poeira na atmosfera, que bloqueou os raios do Sol, tornando a Terra muito menos habitável aos dinossauros, juntos com muitos outros grupos como as plantas florescentes. Durante esse período, 76% das espécies da Terra foram extintas.

Como é possível ver dessa história dos eventos naturais de extinção em massa, somente uma pequena porcentagem de todas as espécies que jamais viveram sobre a Terra está presente hoje. De fato, nos últimos 3,5 bilhões de anos, estima-se que 4 bilhões de espécies já existiram na Terra e 99% dessas espécies estão agora extintas. Contudo, como mostra a Figura 23.3, após cada evento de extinção em massa, novas espécies se desenvolvem e, em geral, o número de espécies aumenta com o tempo.

UMA POSSÍVEL SEXTA EXTINÇÃO EM MASSA

Vimos que uma extinção em massa é definida como uma extinção de 75% das espécies em um período de 2 milhões de anos. Muitos cientistas consideraram a hipótese de que o aumento na população humana durante os últimos 10 mil anos iniciou um sexto evento de extinção em massa. Para avaliar essa hipótese, precisamos quantificar as taxas de extinção durante as primeiras cinco extinções em massa e, então, comparar com a taxa atual de extinção. Os pesquisadores responderam a essa questão olhando os grupos de organismos, como os mamíferos, para os quais há muitos dados fósseis bons sobre extinções. Quando os pesquisadores compararam a taxa de extinção de mamíferos durante os 500 anos mais recentes com a taxa de extinção de mamíferos em intervalos de 500 anos para o passado, eles descobriram que a taxa de extinção atual excede a taxa de extinção histórica. De fato, a Convenção das Nações Unidas sobre a Diversidade Biológica estima que a taxa de extinção durante os últimos 50 anos tem sido cerca de 1.000 vezes maior que a taxa histórica. Se essa taxa continuar por centenas ou milhares de anos, ela poderia se qualificar como um evento de extinção em massa.

DECLÍNIOS GLOBAIS NA DIVERSIDADE DE ESPÉCIES

Quando pensamos sobre o declínio na biodiversidade do mundo, geralmente nos focalizamos nos últimos poucos séculos, da Revolução Industrial até os dias atuais – um tempo no qual nós alteramos nosso mundo dramaticamente. Contudo, os impactos humanos na biodiversidade podem ser vistos muito mais para trás no tempo. Por exemplo, em 2009, os pesquisadores examinaram a diversidade de mamíferos norte-americanos desde 30 milhões de anos atrás até 500 anos atrás. Esse período de tempo é interessante porque os humanos chegaram à América do Norte há cerca de 10 mil anos.

Eventos de extinção em massa Eventos nos quais pelo menos 75% das espécies existentes são extintas em um período de 2 milhões de anos.

Com base na rica história fóssil dos mamíferos, os pesquisadores definiram regiões geográficas diferentes da América do Norte e determinaram o número de espécies fósseis de cada região. Com esses dados, eles criaram curvas de espécies-área para diferentes períodos de tempo na América do Norte. Em comparação com o período antes da chegada dos humanos – de 150.000 a 11.500 anos atrás – a curva espécies-área para o período após a chegada dos humanos – de 11.500 a 500 anos atrás – foi significativamente menor, como mostra a Figura 23.4. Colocado de modo simples, a chegada dos humanos coincidiu com um declínio de 15 a 42% na diversidade dos mamíferos, dependendo da região geográfica examinada. As perdas incluem 56 espécies e 27 gêneros de grandes mamíferos, incluindo cavalos, a preguiça-gigante, camelos, elefantes, tigre-dentes-de-sabre e uma espécie de leão.

As explicações para essas extinções incluem: mudança rápida do clima após a retração das geleiras, pressão de caça da população humana e doenças epidêmicas trazidas da Ásia por animais domésticos. Muitos cientistas consideram a hipótese de que a maioria dos grandes mamíferos foi levada à extinção pelos humanos que os caçaram. Sabemos que a diversidade das espécies de mamíferos foi significativamente reduzida durante o período da ocupação humana da América do Norte antes da Revolução Industrial, embora não possamos assegurar os motivos. Quaisquer impactos atuais estão se somando às extinções prévias.

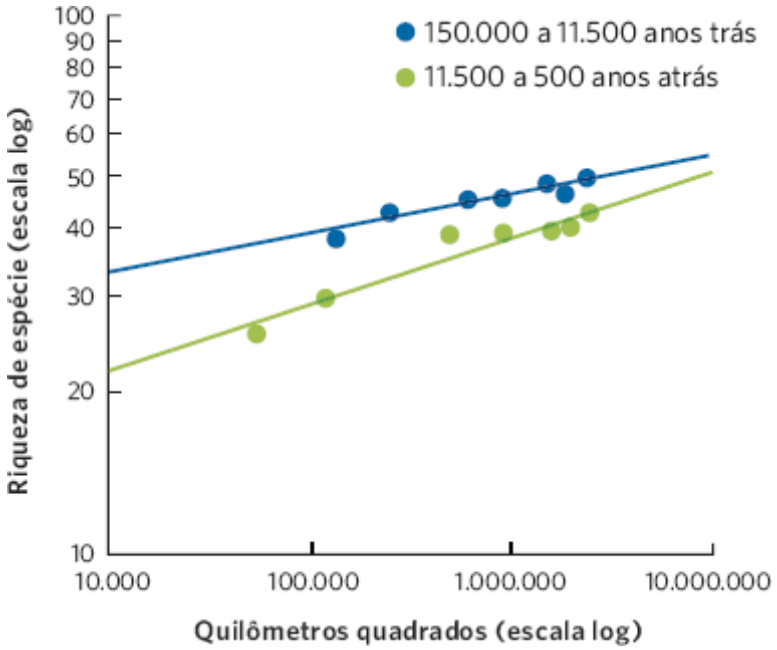


Figura 23.4 Declínio dos mamíferos na América do Norte. Quando os pesquisadores criaram a curva espécies-área dos mamíferos da América do Norte de diferentes regiões geográficas, antes e depois da chegada dos humanos, descobriram que de 11.500 a 500 anos atrás, o número de mamífero declinou de 15 a 42%, dependendo da região geográfica examinada. (Dados de Carrasco MA *et al*. Quantifying the extent of North American mammal extinction relative to the pre-anthropogenic baseline. *PloS One* 2009; 4: e8331.)

Se a taxa de extinção atual do mundo das espécies se aproximará da magnitude de uma extinção maciça, isso depende de quantas espécies atualmente na Terra serão extintas nos próximos poucos séculos. Para avaliar como os diferentes grupos de organismos estão atualmente se saindo, a União Internacional para a Conservação da Natureza (UICN; do inglês, International Union for Conservation of Nature [IUCN]) identificou categorias que descrevem se uma espécie está persistindo bem, declinando ou extinta. *Extinta* descreve uma situação da qual uma espécie foi identificada na natureza no ano 1.500, mas nenhum indivíduo permanece vivo atualmente. *Extintas na natureza* é uma categoria usada quando os animais permanecem vivos somente em cativeiros, como os animais que vivem nos zoológicos. Espécies *ameaçadas* são aquelas cujas populações enfrentam alto risco de extinção no futuro. Essa categoria inclui as espécies que são consideradas "em perigo". As espécies *quase ameaçadas* são aquelas que provavelmente se tornarão ameaçadas; as *pouco preocupantes* são as que têm populações abundantes e provavelmente não se tornarão ameaçadas no futuro. Em alguns casos, o *status* de uma espécie não foi determinado ou simplesmente não há dados suficientes para fazer uma definição confiável.

Avaliar o *status* da espécie de um grande grupo taxonômico não é fácil. Os grupos como as aves, mamíferos, anfíbios e répteis contêm milhares de espécies e, em geral, um grande percentual delas não foi estudado o suficiente para sabermos se é abundante ou se está declinando. Chegar a tal definição exige tempo e dinheiro significativos para cada espécie. Atualmente, nossos melhores dados para avaliar o declínio na biodiversidade são das coníferas, das aves, dos mamíferos, dos anfíbios e dos peixes. As avaliações para esses grupos taxonômicos foram produzidas pela UICN de 2009 a 2012, e é possível ver o resumo desses dados na Figura 23.5.

Coníferas

As coníferas incluem os pinheiros, os espruces, os abetos, os cedros e as sequoias (*redwoods*), e as previsões de sobrevivências de 95% dessas espécies foram avaliadas. Esse alto nível de avaliação é possível, em parte, porque o grupo tem um número relativamente baixo de espécies, e árvores e arbustos grandes são mais facilmente avaliados em relação a declínios em sua população. Das 607 espécies de coníferas, nenhuma se extinguiu. Das espécies que dispomos de dados suficientes para uma avaliação, 57% delas estão classificadas como pouco preocupantes; 13%, quase ameaçadas e 30%, ameaçadas.

Aves

Alguns dos melhores dados sobre avaliações de espécies vêm das aves, porque elas são relativamente fáceis de monitorar e têm sido estudadas por um tempo muito longo. A avaliação de 2012 encontrou dados suficientes para avaliar em torno de 99% de mais de 10.000 espécies de aves na Terra. Desde 1500, 130 dessas (1,3%) se extinguiram, incluindo três espécies que estão extintas desde o ano 2000. Das espécies remanescentes para as quais temos dados confiáveis, 78% têm populações abundantes, 9% estão quase ameaçadas e 13% estão ameaçadas de extinção.

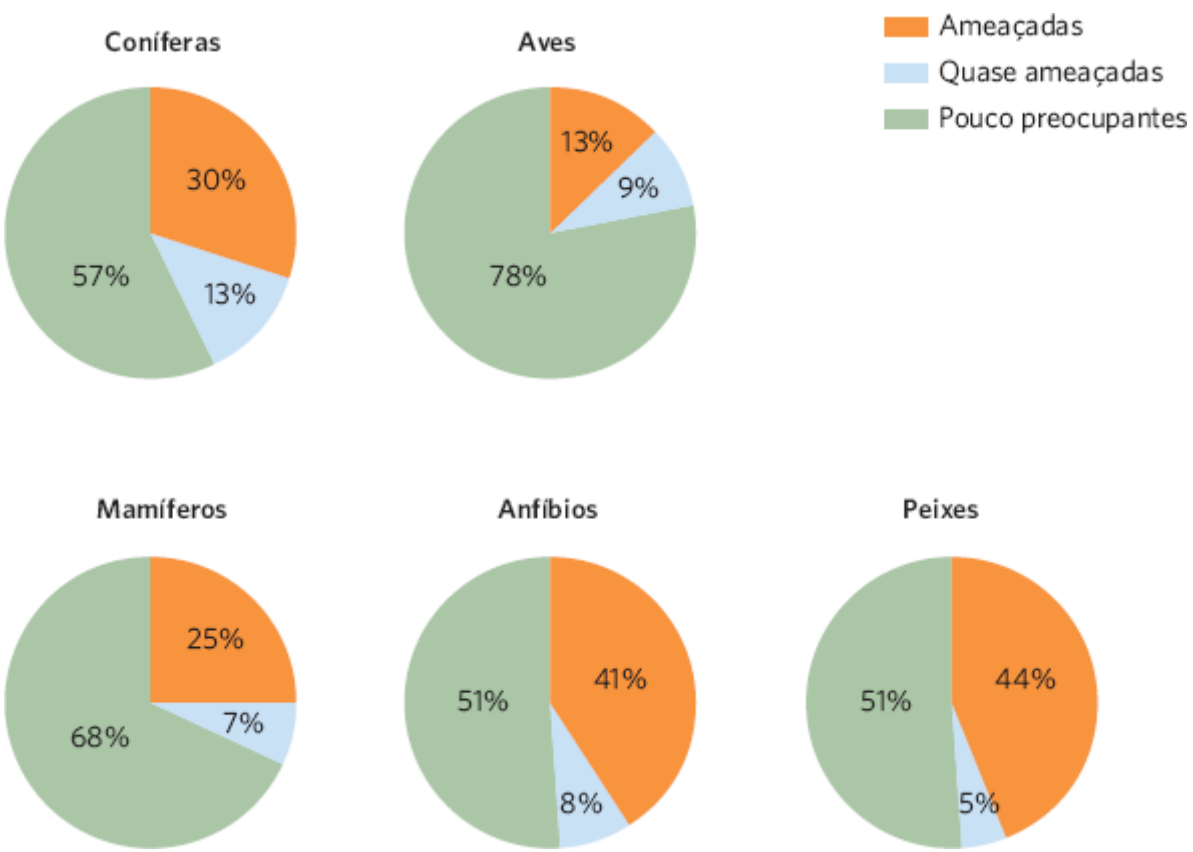


Figura 23.5 *Status* global das coníferas, aves, mamíferos, anfíbios e peixes. As espécies ameaçadas de futura extinção incluem 30% das coníferas, 13% das aves, 25% dos mamíferos, 41% dos anfíbios e 44% dos peixes. (Dados da International Union for Conservation of Nature 2012 – http://www.iucnredlist.org/about/summary-statistics#Tables_3_4.)

Mamíferos

Das 5.490 espécies de mamíferos que viveram na Terra desde o ano de 1500, 85% têm dados suficientes para avaliar seus *status*. Durante os últimos 500 anos, 78 espécies de mamíferos (1,4%) foram extintas. Daquelas remanescentes, para as quais temos dados confiáveis, os pesquisadores descobriam que 68% estão classificadas como pouco preocupantes, 7% são quase ameaçadas e 25% estão ameaçadas.

Anfíbios

Os anfíbios têm sido particularmente acometidos nas últimas décadas por diversas causas, que incluem perdas de *habitats* e disseminação de uma doença fúngica letal, que discutimos no Capítulo 15. Das mais de 1.300 espécies de anfíbios avaliadas, somente 75% continham dados suficientes para avaliar seu estado de conservação. Daquelas com dados suficientes, 51% das espécies estão classificadas como pouco preocupantes, 8% estão quase ameaçadas e surpreendentes 41% das espécies de anfíbios estão ameaçadas.

Como os anfíbios não são tão visíveis quanto as aves e os mamíferos, os cientistas estão ainda descobrindo novas espécies em uma taxa relativamente rápida. Por exemplo, de 2004 a 2012, os pesquisadores descobriram 1.666 novas espécies de anfíbios, o que representa quase 1/4 de todas as espécies de anfíbios descritos no mundo. Um desafio com tantas novas descobertas é o fato de ser pouco conhecido o *status* das populações dessas espécies. Os pesquisadores esperam que centenas de novas espécies sejam descobertas no futuro e, portanto, nossas estimativas de cada categoria continuarão a ser atualizadas.

Peixes

Assim como os anfíbios, os peixes também têm sofrido fortes declínios. A UICN considerou mais de 3.000 espécies de peixes em sua avaliação mais recente, e 431 têm dados insuficientes. Das espécies com dados confiáveis, 51% estão categorizadas como pouco preocupantes, 5% estão quase ameaçadas e 44% estão ameaçadas.

Os dados das coníferas, aves, mamíferos, anfíbios e peixes sugerem que, se os impactos humanos nessas espécies continuarem, nós podemos esperar um grande número de extinções nos séculos futuros. Embora nossos melhores dados venham desses cinco grupos, os pesquisadores consideraram a hipótese de que os padrões de declínio observados nesses grupos são representativos de muitos outros grupos, para os quais os dados do *status* das espécies são relativamente pobres. Essa previsão é sustentada por esforços preliminares para avaliar o *status* de outros grandes grupos. Embora

tenham sido avaliados menos de 10% de todas as espécies de plantas florescentes, répteis e insetos, 46 a 74% das espécies atualmente avaliadas estão classificadas como ameaçadas.

Como discutido nos capítulos anteriores, esses declínios na riqueza de espécies são preocupantes não somente pelo risco de perder uma espécie, mas também por causa do efeito que esses declínios têm sobre as comunidades e os ecossistemas. Como mostrado no Capítulo 17, os aumentos experimentais no número de fungos micorrizais causam aumento na biomassa das plantas (Figura 17.22). No Capítulo 18, também observamos que um declínio na riqueza de espécies pode fazer com que as comunidades se tornem menos estáveis ao longo do tempo, ao afetar a resistência ou a resiliência da comunidade (ver Figura 18.22). Os declínios na riqueza de espécies podem também causar declínio no funcionamento dos ecossistemas. Por exemplo, uma revisão de todos os padrões de pesquisa examinados entre manipulações experimentais de riqueza de espécies de plantas e a biomassa em pé das plantas (exatamente uma medida da função do ecossistema) descobriu que há uma relação geralmente positiva, embora haja exceções. É possível ver exemplo dessas relações na Figura 23.6.

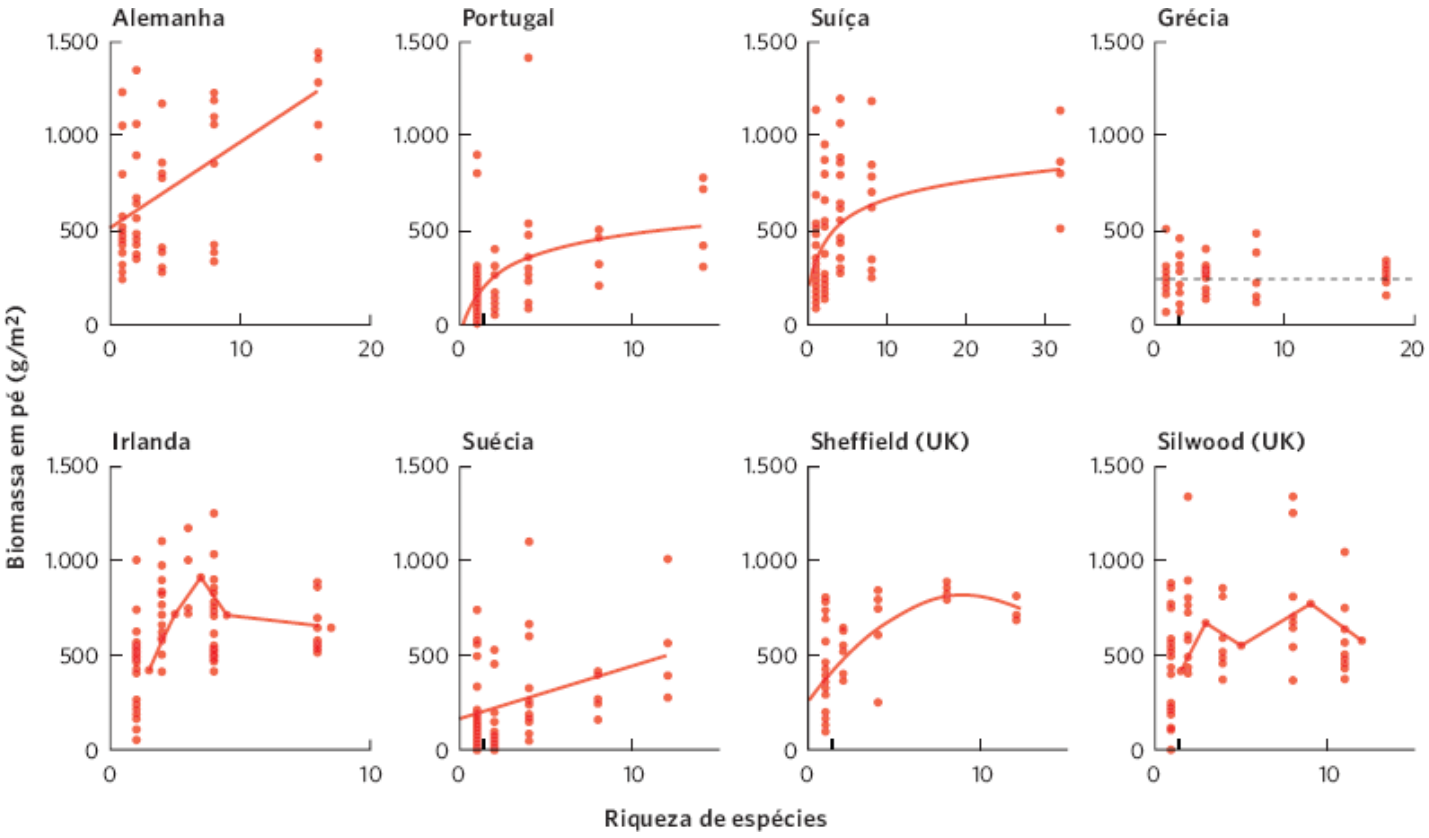


Figura 23.6 Efeitos da riqueza de espécie sobre a função do ecossistema. Os pesquisadores observaram relações positivas entre a riqueza de espécies e a função do ecossistema em 7 de 8 locais na Europa, embora a forma da relação difira entre os locais. (Dados de Hooper DU *et al.* Effects of biodiversity of ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 2005;75: 3-35.)

DECLÍNIOS GLOBAIS NA DIVERSIDADE GENÉTICA

Além do declínio na diversidade de espécies em todo mundo, também vimos um declínio na diversidade genética de muitas espécies existentes. Como discutido no Capítulo 7, as causas do declínio na diversidade genética incluem populações menores, depressão por endocruzamento e efeito de gargalo. Populações menores não apresentam a mesma quantidade de diversidade genética tanto quanto populações grandes. Esses declínios na diversidade genética reduzem a probabilidade de que uma população contenha genótipos capazes de sobreviver à mudança nas condições ambientais, incluindo as mudanças no clima e doenças infecciosas emergentes.

O declínio na diversidade genética das criações e plantações tem um efeito direto e imediato sobre os humanos. As criações que consumimos ou usamos para trabalho e transporte incluem somente sete espécies de mamíferos (gado, porcos, carneiros, cabras, búfalos, cavalos e asnos) e quatro espécies de aves (galinhas, perus, patos e gansos). Os humanos têm cruzado essas espécies para uma ampla variedade de diferentes atributos, incluindo tamanho, força, qualidade ou alimento e capacidade de persistir sob condições ambientais desafiantes, tais como secas e doenças (Figura 23.7).

Durante o último século, muitas variedades de criações não têm sido mantidas porque as operações com criações modernas e maiores favorecem apenas umas relativamente poucas linhagens. Na Europa, por exemplo, cerca de metade dos cruzamentos de criações presentes em 1900 está agora extinta. Das criações remanescentes, 43% estão em sério risco de

extinção. Na América do Norte, 80% das criações que têm sido avaliadas estão ou em declínio ou enfrentando uma extinção. Em todo o mundo, de 7.000 criações de 35 espécies de aves e mamíferos domesticadas, mais de 10% já estão extintas e outros 21% estão em risco de extinção. Esse rápido declínio na diversidade genética significa que há consideravelmente menos diversidade para utilizar caso seja preciso cruzar animais domésticos que possam viver em novos lugares ou em ambientes em mutação, ou que possam resistir a novas doenças. De maneira simples, uma variação genética reduzida diminui nossas opções futuras.

Os declínios na diversidade genética estão também ocorrendo em espécie de plantas que são importantes para os humanos. Historicamente, os humanos consumiram mais de 7.000 espécies de plantas, mas hoje consomem somente em torno de 150 espécies; além disso, somente 12 espécies de plantas constituem a grande maioria das dietas das pessoas, dentre as quais estão trigo, arroz e milho. Em alguns casos (p. ex., milho), as variedades modernas têm aparência muito diferente da de seus ancestrais (Figura 23.8). Em tempos anteriores, os humanos cruzaram variedades que se desenvolveram bem sob condições ambientais específicas. Contudo, à medida que as práticas agrícolas mudaram, a irrigação e os fertilizantes tornaram possível reduzir as dificuldades de um ambiente crescente, e as pequenas fazendas deram lugar a operações muito maiores que favorecem somente as variedades de maior produção. Em consequência, muitas das antigas variedades locais de plantações não estão mais disponíveis. Por exemplo, os fazendeiros dos EUA cultivavam cerca de 8.000 variedades de maçãs em 1900, mas, atualmente, 95% dessas variedades estão extintas. Analogamente, 80% das variedades de milho que existiam no México em 1930 e 90% das variedades de trigo que existiam na China em 1949 não existem mais.

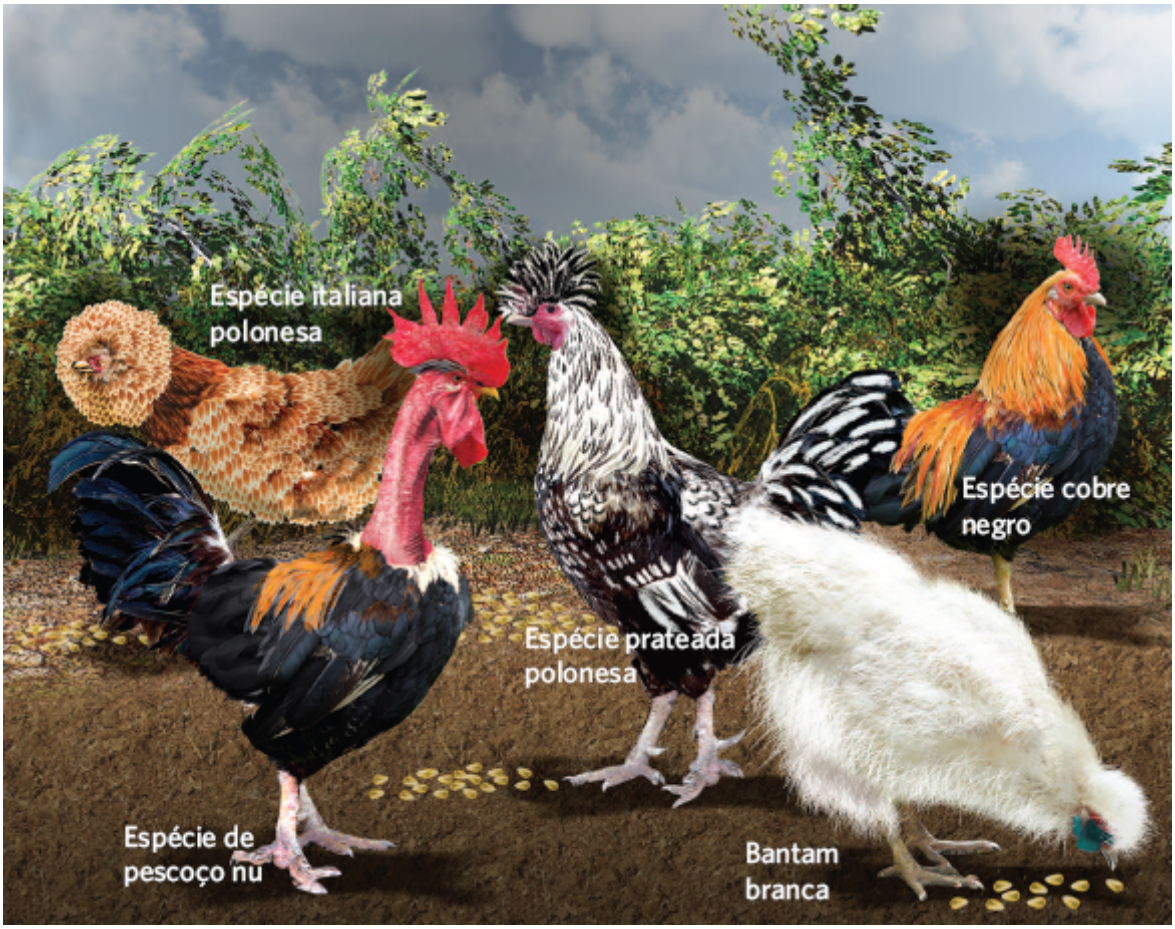


Figura 23.7 Diversidade genética das galinhas. Nos últimos poucos séculos, as pessoas produziram uma ampla variedade de criações como as galinhas para atender às suas necessidades específicas ou condições ambientais locais. Atualmente, a maior parte dessa variedade está extinta, porque as operações com grandes criações têm se focalizado em apenas algumas poucas linhagens para maximizar a produção da criação.

Perder a diversidade genética dessas criações reduz nossas opções quando precisarmos responder a desafios como o de novos patógenos que atacam uma criação. Por exemplo, na década de 1970, um fungo atacou os campos de milho no sul dos Estados Unidos e foi capaz de matar metade da cultura de milho, porque as plantas todas eram de uma única variedade. Felizmente, outra variedade de milho tinha um gene resistente ao fungo e foram possíveis cruzamentos para produzir uma nova variedade resistente ao fungo.

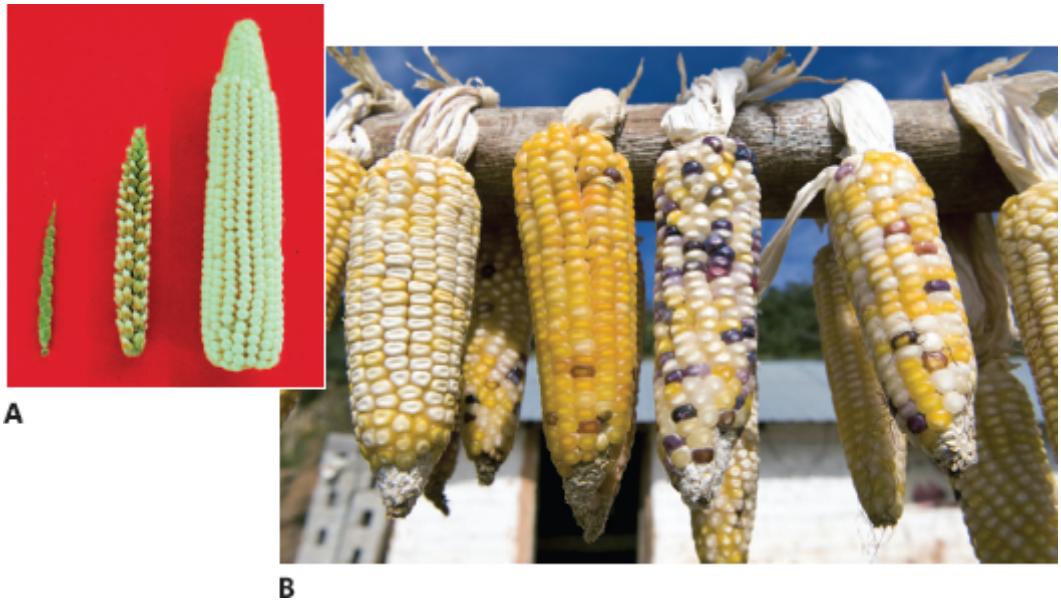


Figura 23.8 Diversidade genética de plantações. **A.** Milho originado de uma planta selvagem no México, com uma aparência muito diferente da planta do milho cultivada na era moderna. Esta fotografia mostra uma espiga de teosinto à esquerda, uma espiga de milho à direita e uma espiga do seu híbrido F1 no centro. **B.** Do ancestral teosinto, os humanos desenvolveram amplas variedades genéticas para que tenham bom desempenho sob condições diferentes, incluindo essas variedades cultivadas no estado Oaxaca, México. Atualmente, as inúmeras variedades de plantações genéticas estão com risco de serem perdidas. (Fotografias de (A) John Doebley e (B) Philippe Psaila/Science Source.)

Para proteger a diversidade genética das variedades de plantas, muitos países vêm arquivando variedades de sementes de diferentes espécies cultivadas em milhares de instalações de armazenamento por todo o mundo. A preocupação com essas instalações, de que elas pudessem ser destruídas por desastres naturais ou guerras, levou à construção do cofre de sementes global de Svalbard. Localizado em uma ilha na região no norte do Ártico da Noruega, a instalação é um túnel de 125 m, construído em uma montanha, com salas para sementes em cada lado do túnel, como ilustrado na Figura 23.9. Essa instalação protege as sementes de qualquer catástrofe virtualmente. O cofre tem capacidade total de 1,5 milhão de amostras; em 2013, a instalação continha mais de 700 mil amostras de sementes de cultivos de praticamente todos os países. O cofre de sementes global de Svalbard e muitas outras instalações de armazenamento de sementes por todo o mundo preservam a capacidade de resgatar a diversidade genética de espécies de plantas no futuro bem distante.

As atividades humanas estão causando a perda da biodiversidade

O rápido declínio atual na biodiversidade é causado pelo rápido aumento nas populações humanas e em nossas muitas atividades. Neste livro, mencionamos como os humanos têm alterado o ambiente e como isso tem afetado as populações, comunidades e ecossistemas. Virtualmente, todas as áreas na faixa das latitudes temperadas que são adequadas para a agricultura já foram aradas ou cercadas, 35% da área terrestre é usada para plantações ou pastos permanentes e inúmeros hectares adicionais são pastados por criações. As florestas tropicais estão sendo derrubadas em uma taxa de 10 milhões de acres por ano. As regiões subtropicais semiáridas, particularmente na África subsaariana, têm sido transformadas em desertos pela sobrepastagem, sobrecoleta e lenha. Os rios e lagos estão fortemente contaminados em muitas partes do mudo. Os gases das indústrias químicas e a queima dos combustíveis fósseis poluem nossa atmosfera. Nesta seção, daremos uma olhada global nos impactos humanos, incluindo a perda de *habitats*, a sobrecoleta, a introdução de espécies, a poluição e a mudança global do clima, embora cada um desses fatores seja importante, é essencial ter em mente que muitos desses fatores ocorrem simultaneamente.

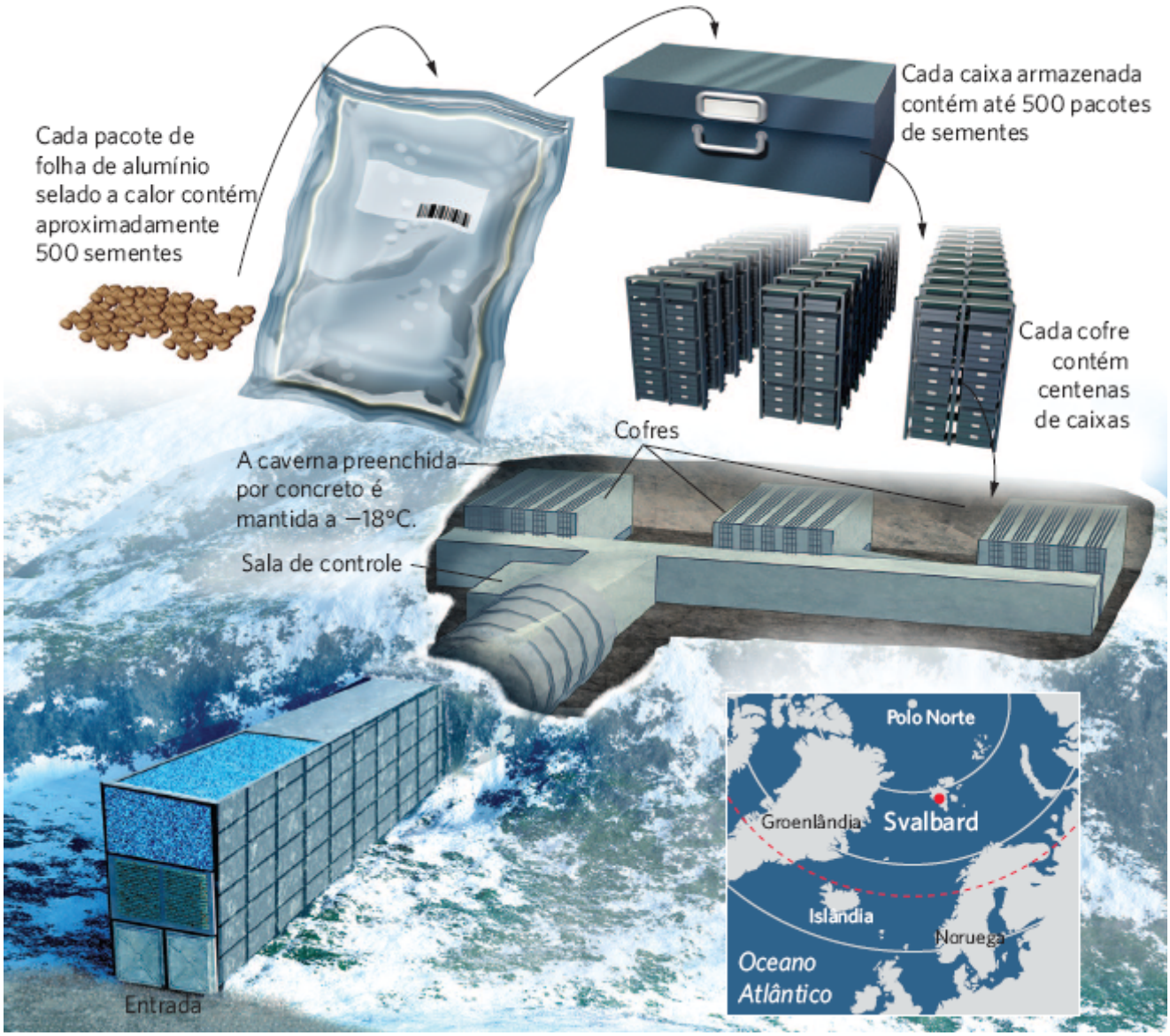


Figura 23.9 O cofre de sementes global de Svalbard. Esta instalação foi construída em uma ilha no norte da Noruega para preservar a diversidade genética das plantas cultivadas, de modo que os humanos sejam capazes de usar essa variação genética muito tempo no futuro.

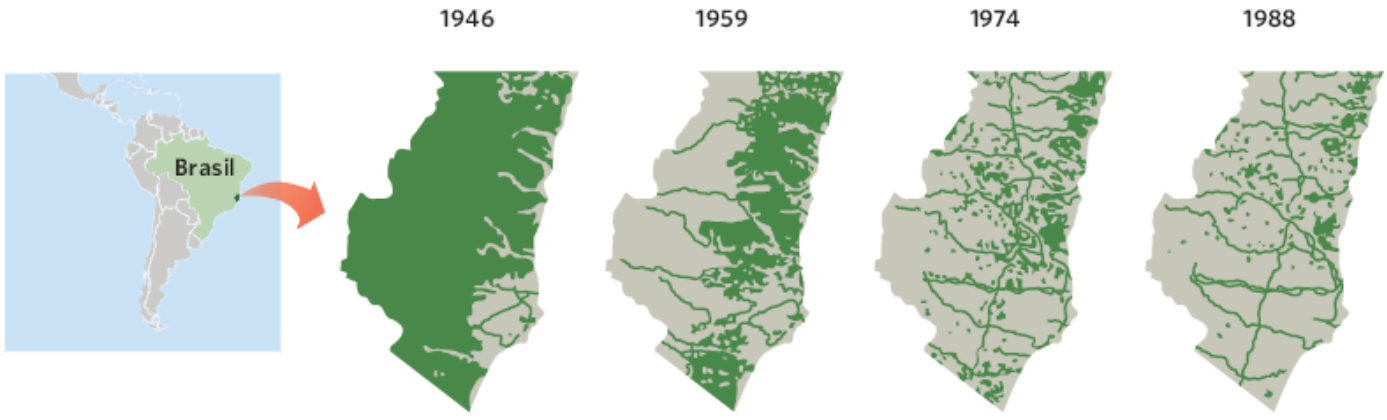


Figura 23.10 Desmatamento de uma floresta tropical. A Mata Atlântica no estado brasileiro da Bahia no passado cobria a vasta maioria do estado. Com o tempo, a maior parte da floresta foi desmatada, deixando somente uma pequena fração da floresta nos dias atuais. (Mapas de J. R. Mendonça. Projeto Mata Atlântica Nordeste, Convênio CEPLAC/New York Botanical Garden.)

PERDA DE HABITAT

A destruição e a degradação de *habitats* têm sido a principal causa do declínio da biodiversidade. Nos EUA, por exemplo, a maioria das florestas antigas foi cortada no século 18 e somente uma fração da floresta original permanece nos dias atuais. Naturalmente, muitas dessas florestas voltaram a crescer. O desmatamento dessas novas florestas tem continuado geralmente com o uso de práticas sustentáveis, embora essas florestas mais jovens não proporcionem *habitats* para todas as mesmas espécies como as antigas florestas o faziam. Atualmente, muitas áreas dos trópicos estão sofrendo um padrão

semelhante de desmatamento. Por exemplo, a Mata Atlântica ao longo da costa do Brasil foi tão desmatada nos últimos 70 anos, que somente uma pequena fração da floresta original permanece, como é possível ver na Figura 23.10. Esse desmatamento tem ameaçado muitas aves e mamíferos endêmicos, como o mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia)*, que vive em uma pequenina área do Brasil (Figura 23.11). Como essas espécies endêmicas não vivem em nenhuma outra parte do mundo, esforços intensos de conservação têm se focalizado em salvá-las da extinção, protegendo-as com os poucos *habitats* remanescentes.

Figura 23.11 Mico-leão-dourado. A destruição do *habitat* ao longo da Mata Atlântica costeira, no estado brasileiro da Bahia, tem causado o declínio de muitas espécies endêmicas, incluindo o mico-leão-dourado. (Fotografia de Tom e Pat Leeson.)

Para compreender a escala global da mudança de *habitats*, os pesquisadores avaliaram como as florestas vêm mudando nos tempos mais recentes. De 1980 a 2000, a perda continuada de florestas tem ocorrido em muitas regiões, incluindo a Amazônia, a Rússia e o sudoeste da Ásia. Contudo, tem havido aumento de florestas nos EUA, na Europa e no nordeste da Ásia. É possível ver um mapa dessas mudanças na Figura 23.12. A composição de espécies que atualmente existe nas regiões que sofreram aumento na cobertura de florestas, contudo, costuma ser bastante diferente daquela que existia originalmente, em especial nos casos em que uma única espécie de árvore é plantada devido ao seu alto valor comercial.

Como discutido nos capítulos anteriores, a perda de *habitats* também leva a tamanhos de *habitats* menores e a uma maior fragmentação deles. No Capítulo 22, vimos que uma redução no tamanho dos *habitats* pode levar a tamanhos menores de população e torná-la mais provável de sofrer extinção. Pensa-se que esse processo explica a razão de muitos parques nacionais terem perdido espécies de mamíferos ao longo dos últimos 50 anos, mesmo estando protegidos da maioria das atividades humanas destrutivas. Além disso, os *habitats* fragmentados apresentam alta proporção de *habitats* de borda, o que pode alterar as condições abióticas do interior do *habitats* e favorecer as espécies de borda. Há um exemplo disso no Capítulo 22, quando discutimos o parasita de ninho conhecido como o chopim-de-cabeça-castanha, um especialista de borda que parasita os ninhos de outras aves e leva ao seu declínio.

As florestas não são apenas os *habitats* que estão mudando em consequência das atividades humanas. Por exemplo, de acordo com o Serviço de Parques Nacionais (nos EUA), a pradaria original de gramíneas altas já cobriu uma vez 69 milhões de hectares no meio da América do Norte; atualmente, há menos de 4%. Como as áreas remanescentes são fragmentos pequenos, muitas das populações locais das plantas de pradaria e dos animais se extinguiram. Uma história semelhante existe para os *habitats* de alagados. Os cientistas estimam que, no século 17, os alagados cobriam mais de 89 milhões de hectares, nos 48 estados mais baixos, mas a drenagem para a agricultura e outros usos reduziu a área dos alagados a menos da sua metade. Em alguns lugares, como a Califórnia, 90% dos alagados originais foram perdidos. Como vemos, essas perdas de *habitats* têm grande efeito negativo na biodiversidade do mundo.

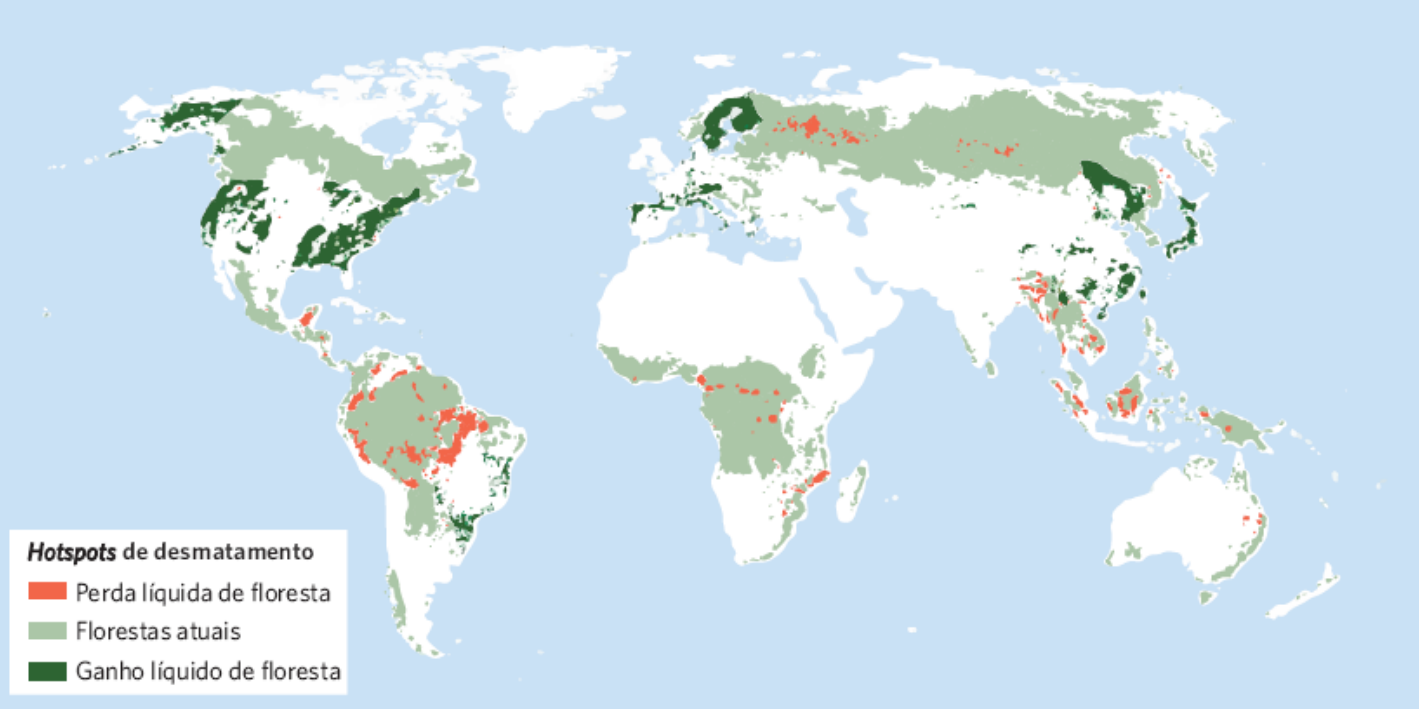


Figura 23.12 Mudanças na cobertura de floresta. Embora algumas regiões do mundo tenham sofrido perda da cobertura florestal de 1980 a 2000, outras regiões sofreram aumento. (Dados de Millennium Ecosystem Assessment, *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis* [Island Press, Washington, D.C., 2005].)

SOBRECOLETA

Os avanços humanos nas tecnologias para derrubar árvores, arar campos e capturar animais de maneiras mais eficientes têm permitido coletar espécies em taxas rápidas e levar algumas delas à extinção. Por exemplo, os caçadores comerciais na América do Norte caçaram até a extinção a vaca-marinha-de-steller (*Hydrodamalis gigas*), o aral-gigante (*Pinguinus impennis*), o pombo-passageiro (*Ectopistes migratonus*) e o pato-do-labrador (*Camptorhynchus labradorius*). Cada uma dessas espécies uma vez abundante ficou valorizada como alimento ou pelas suas penas, e elas foram facilmente mortas.

A extinção causada pela sobrecaça e sobrepesca não é um fenômeno recente; sempre que os humanos colonizaram novas regiões, alguns elementos da fauna sofreram. Por exemplo, os pesquisadores examinaram os restos de esqueletos de animais em sítios arqueológicos, em torno da região do Mediterrâneo, para ver como as dietas dos humanos mudaram ao longo de milhares de anos. Em um sítio na Itália atual, eles encontraram que populações de humanos antigos inicialmente comiam grandes quantidades de tartarugas e conchas, que eram facilmente capturados. Como mostra a Figura 23.13, à medida que os suprimentos desses alimentos foram se acabando com o tempo, as pessoas passaram a caçar lebres, codornas e outros pequenos mamíferos e aves.

Cenários semelhantes ocorreram quando os humanos colonizaram outras partes do mundo. Quando a Austrália foi colonizada há 50.000 anos, diversas espécies de grandes mamíferos, aves que não voavam e uma espécie de tartaruga rapidamente desapareceram. Em Madagascar, uma grande ilha ao largo da costa sudeste da África, a chegada dos humanos há cerca de 1.500 anos causou o desaparecimento de 14 espécies de lêmures e entre 6 a 12 espécies de aves-elefantes – gigantescas aves que não voam, encontradas somente naquela ilha. Por volta da mesma época, uma pequena população de menos de 1.000 colonizadores polinésios na Nova Zelândia caçou 11 espécies de moas (outro grupo de grandes aves que não voavam), tanto que essas aves foram extintas em menos de um século. Em cada um desses casos, os humanos encontraram espécies de ilhas que não estavam acostumadas à pressão de predação. A falha em reconhecer o perigo e a ausência de defesas tornou essas espécies particularmente vulneráveis à caça humana.

A sobrecoleta de espécies continua nos tempos atuais. Em alguns casos, é parte de um comércio ilegal de plantas e animais, uma atividade avaliada entre US$ 5 e 20 bilhões anualmente. Por exemplo, muitas peles de animais são vendidas para casacos e algumas culturas acreditam que certas partes dos animais têm valores medicinais. Algumas espécies de árvores raras, como o mogno-brasileiro (*Swietenia macrophylla*), são vendidas por sua madeira; enquanto espécies de flores raras, como as espécies ameaçadas de orquídeas, são vendidas por sua beleza.

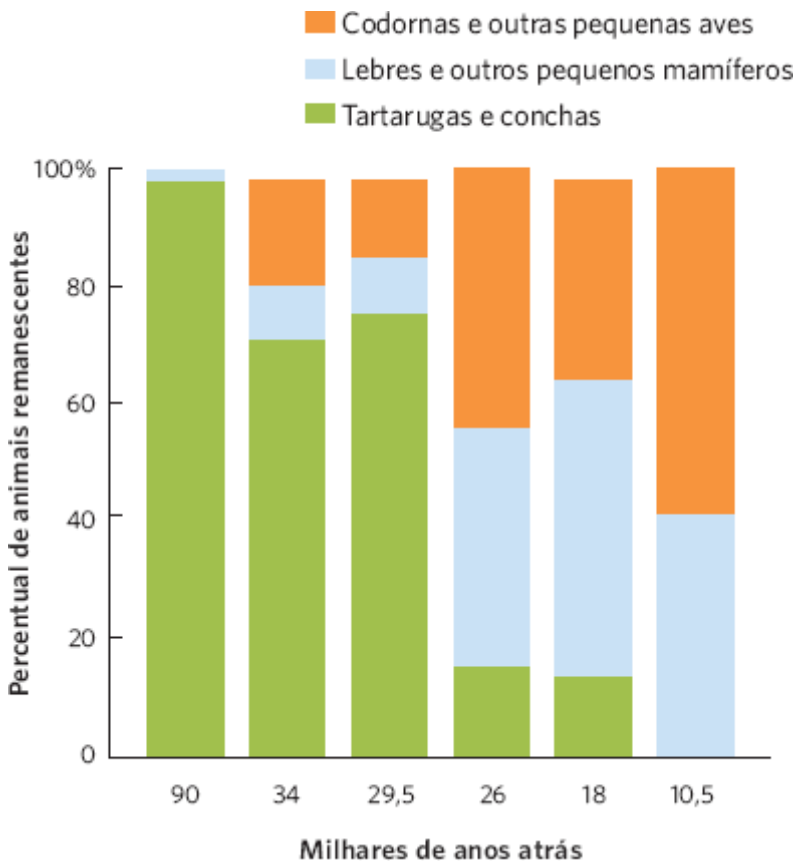


Figura 23.13 Sobrecoleta histórica. Examinando os ossos de animais consumidos encontrados em escavações arqueológicas, os pesquisadores determinaram que humanos antigos na Itália inicialmente consumiam animais fáceis de coletar, tais como tartarugas e frutos do mar. Uma vez que esses animais se tornaram raros devido à sobrecoleta, as pessoas passaram a comer lebres, codornas e outras espécies de mamíferos e aves. (Dados de Stiner MC *et al.* Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science* 1999; 283: 190-194.)

Os governos frequentemente regulam a coleta de plantas e animais na natureza, a fim de assegurar que as espécies coletadas persistirão para as futuras gerações desfrutarem delas. Contudo, os controles das coletas devem equilibrar não apenas o bem da população coletada, mas também o emprego humano que elas sustentam. Em consequência, algumas regulações estabelecem níveis de coleta que não impedem que as populações declinem. Dos ambientes marinhos, por exemplo, técnicas modernas de pesca têm tornado muito mais fácil coletar quantidades enormes de peixes e frutos do mar. Essas técnicas incluem linhas de pescas com diversos quilômetros de comprimento, com milhares de anzóis com iscas, redes que podem circundar cardumes de peixes de até 2 km de diâmetro e a 250 m de profundidade, e imensas dragas que podem raspar grandes áreas do fundo do oceano. A capacidade de pescar mais eficientemente e cobrir grandes áreas tem causado declínio de grandes populações de peixes por todo o mundo. Quando um pesqueiro não tem mais uma população que possa ser pescada, ele é considerado um pesqueiro em colapso. Uma análise recente dos peixes comercialmente capturados e de outros frutos do mar descobriu que, desde a década de 1950, tem havido aumento constante no percentual de pesqueiros em colapso. Alguns dos dados mais completos existem para peixes e frutos do mar na América do Norte. Como é possível ver na Figura 23.14, o percentual de pesqueiros em colapso aumentou em 14% em 2007. Algumas regiões, como o leste do mar de Bering ao largo da costa do Alasca, têm poucos pesqueiros em colapso. Por outro lado, pesqueiros em colapso ocorrem em mais de 25% das espécies avaliadas ao largo da costa nordeste dos Estados Unidos, e mais de 60% de espécies avaliadas ao largo da costa leste do Canadá.

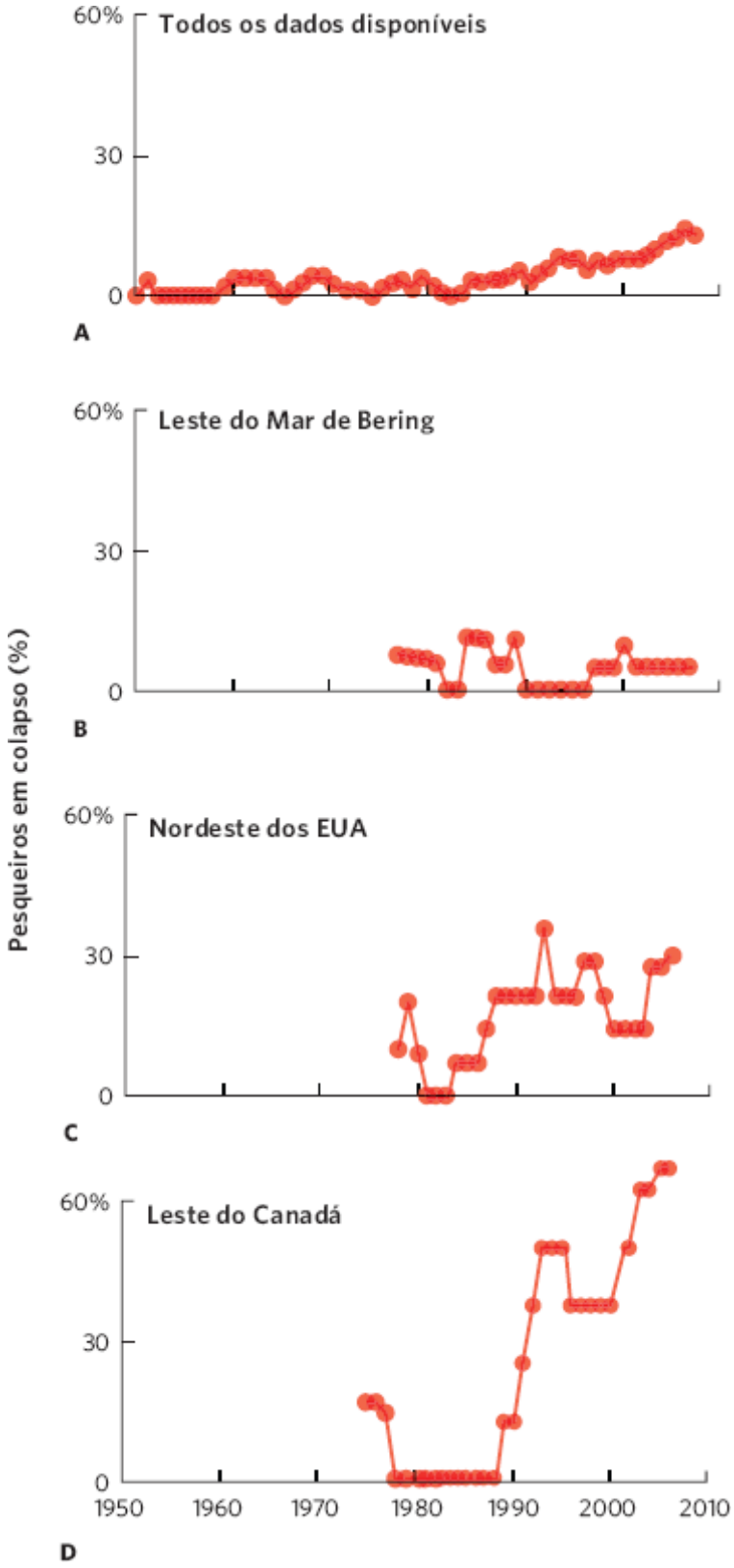


Figura 23.14 Pesqueiros em colapso. Nos últimos 60 anos, tem havido aumento constante do percentual de peixes e outros frutos do mar que passam a ser classificados como em colapso. **A.** Por todo o mundo, 14% das espécies avaliadas são considerados em colapso. Em diferentes regiões da América do Norte, esses percentuais diferem muito, incluindo (**B**) um baixo percentual de pesqueiro em colapso no leste do mar de Bering, (**C**) um percentual modesto ao largo da costa do nordeste dos EUA e (**D**) um alto percentual ao largo da costa do leste do Canadá. (Dados de Worm B *et al.* Rebuilding global fisheries. *Science* 2009; 325: 578·585.)

Por exemplo, considere o caso do bacalhau-do-atlântico, uma espécie de peixe capturado por arrastões comerciais. No pesqueiro Grand Banks, ao largo da costa de Newfoundland, no Canadá, a quantidade de bacalhau capturado de 1850 a 1960 aumentou lentamente de 100 mil para 300 mil toneladas métricas, como mostrado na Figura 23.15. Durante as décadas de 1970 e 1980, novas tecnologias – incluindo o sonar avançado, o GPS e os arrastões maiores – possibilitaram grande aumento no número de bacalhaus capturados, com uma coleta máxima de 800 mil toneladas métricas. Contudo, a população colapsou para níveis muitos baixos no início da década de 1990, levando o governo canadense a fechar o pesqueiro em

1992. Em 2012, 20 anos após o banimento ter sido imposto, os cientistas relataram que havia, finalmente, sinais de que a população de bacalhau estava começando a se recuperar.

O declínio no bacalhau também ocorreu na Nova Inglaterra. Como não era tão severo quanto o declínio na costa do Canadá, a pesca continuou, embora a cota de bacalhau que poderia ser coletada tenha sido reduzida. Em 2010, o governo dos EUA reduziu muito a quantidade de bacalhau que poderia ser pescado via pesca comercial, na esperança de que a população se recuperasse. Uma avaliação em 2011 descobriu que a população de bacalhau tinha respondido de maneira muito lenta, e assim os limites foram reduzidos ainda mais para o período de 2013 a 2016. Os pescadores de bacalhau dos EUA fizeram um *lobby* por cotas maiores de bacalhau, de modo que eles pudessem continuar a sobreviver. Contudo, os biólogos do governo argumentaram que se os limites do bacalhau não fossem significativamente reduzidos, em breve, não haveria mais bacalhau para ser pescado. Esse debate se assemelhou à experiência canadense de duas décadas anteriores. Naquela época, apesar dos baixos números do bacalhau, o governo canadense estava sob pressão dos pescadores de bacalhau para permitir a continuação da pesca. O governo concordou, mas logo o número de peixes caiu tanto, que a pesca do bacalhau parou completamente, e 35 mil pescadores canadenses perderam seu meio de vida. Embora reduzir a coleta de espécies sobrecoletadas tenha impactos econômicos reais nesses empregos da indústria, a falha em restringir a coleta leva o declínio das espécies a níveis tão baixos, que elas não têm mais capacidade de se recuperarem.

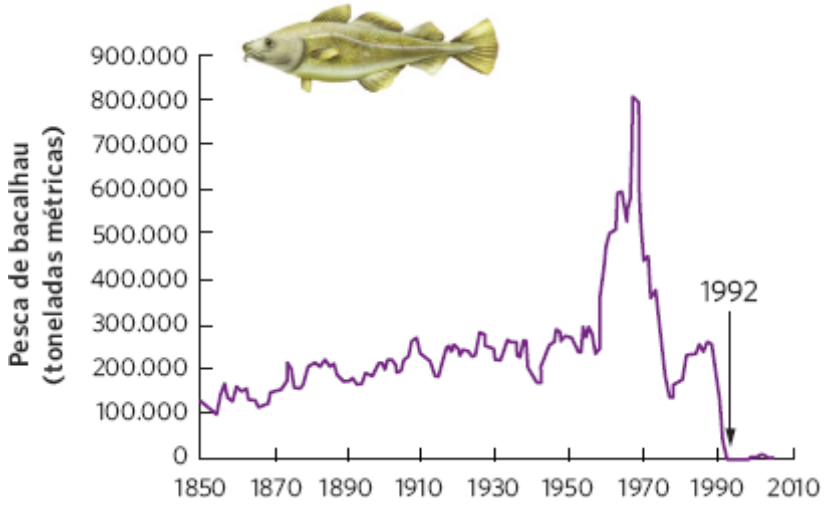


Figura 23.15 Um colapso no pesqueiro de bacalhau-do-atlântico. De 1850 a 1960, houve pequeno aumento na captura do bacalhau do Atlântico por pescadores comerciais ao largo da costa leste do Canadá. Novas tecnologias nas décadas de 1970 e 1980 possibilitaram coletas muito maiores de bacalhau, mas isso levou a uma sobrecoleta do peixe e a um colapso de sua população em 1992, que persiste até hoje. (Figura de Millennium Ecosystem Assessment, *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis* [Island Press, Washington D.C., 2005].)

ESPÉCIES INTRODUZIDAS

Outra causa dos declínios na biodiversidade é o número crescente de espécies que são introduzidas de uma região para outra. Algumas dessas introduções são intencionais, como quando plantas tropicais são vendidas por floristas em partes temperadas do mundo. Frequentemente, contudo, as espécies são introduzidas por acidentes, como vimos no Capítulo 15, com os muitos patógenos que têm se transferido entre os continentes e causado doenças infecciosas emergentes. Embora somente cerca de 5% das espécies introduzidas se estabeleçam em uma nova região, aquelas que o fazem provocam diversos efeitos. Algumas espécies introduzidas proporcionam benefícios importantes, como a abelha comum, que foi introduzida na América do Norte vinda da Europa durante o século 17. Outra espécie introduzida pode ter efeitos significativamente negativos sobre as espécies nativas, como a cobra-arborícola-marrom, introduzida da ilha de Guam, que discutimos no Capítulo 14 (ver Figura 14.2). Naquele caso, a cobra causou declínio ou extinção de nove espécies de aves, três espécies de morcegos e diversas espécies de lagartos. Em geral, as espécies introduzidas que competem com as espécies nativas raramente causam extinção das nativas; enquanto espécies introduzidas que agem como predadores ou patógenos sobre as espécies nativas podem causar grandes declínios populacionais e extinções de espécies nativas.

Uma das espécies introduzidas de mais alto impacto atualmente é a carpa-prateada (*Hypophthalmichthys molitrix*), uma espécie de peixe que foi introduzida em todo o mundo, porque ela consome o excesso de algas em estações de tratamento de plantas e operações de aquicultura. Trazida aos EUA na década de 1970, a carpa escapou do cativeiro na década de 1980, quando inundações as arrastaram das piscinas para dentro do rio Mississippi. A espécie rapidamente se espalhou no rio Mississippi e seus afluentes, incluindo o rio Illinois. A principal preocupação é que o rio Illinois conecta o rio Mississippi com o lago Michigan e, assim, a carpa tem potencial para invadir todo o ecossistema dos Grandes Lagos. Em 2010, o DNA

da carpa foi detectado no lago Michigan, o que sugere que a carpa pode estar se espalhando por todos os Grandes Lagos. A carpa-prateada é um consumidor tão voraz de algas, que os cientistas se preocupam se ela competirá com consumidores nativos de algas, que servem como uma conexão-chave na cadeia alimentar para muitas espécies de importantes peixes comerciais. A carpa também tem o comportamento incomum de saltar fora da água quando um barco passa perto. Como a carpa-prateada pode alcançar a massa de 18 kg e saltar até 3 m para fora da água, ela impõe um risco sério de segurança para os usuários de barcos (Figura 23.16). Levará muitos anos para os pesquisadores antes que eles possam avaliar o impacto total da carpa-prateada nas águas da América do Norte.

Figura 23.16 Carpa-prateada. A carpa-prateada salta no ar e impõe perigo para os usuários de barcos, como este biólogo no rio Illinois, próximo ao Parque Estadual de Starved Rock. (Fotografia por cortesia de Chris Olds, USFWS.)

Alguns dos dados mais completos sobre espécies introduzidas existem para os países nórdicos da Suécia, Finlândia, Noruega, Dinamarca e Islândia. Como mostra a Figura 23.17, o número de espécies introduzidas nessa área tem aumentado rapidamente desde 1900. Nos ecossistemas terrestres, de água doce e marinho, há atualmente mais de 1.600 espécies introduzidas na região nórdica. Analogamente, durante os últimos 200 anos na América do Norte, milhares de espécies foram introduzidas, muitas das quais se espalharam rapidamente e são consideradas espécies invasoras. De acordo com o Centro para Espécies Invasoras e Saúde de Ecossistema, a América do Norte tem, atualmente, grande número de espécies invasoras, que inclui quase 200 patógenos, 300 vertebrados, 500 insetos e 1.600 plantas. Uma espécie introduzida com efeitos negativos amplamente indesejados é o gato doméstico. Em 2013, os pesquisadores examinaram a predação por gatos domésticos de vida livre nos EUA e descobriram que os gatos matam de 1,4 a 3,7 bilhões de aves e de 7 a 21 bilhões de mamíferos por ano. Em conjunto, esses dados sugerem que espécies introduzidas têm potencial para causar efeitos disseminados nas espécies e ecossistemas nativos. À medida que os movimentos de pessoas, de cargas e de espécies se tornam mais comuns entre as regiões do mundo, as composições singulares de espécies, originalmente encontradas em diferentes regiões, estão lentamente se tornando semelhantes, em um processo conhecido como **homogeneização biótica**.

Homogeneização biótica O processo pelo qual as composições únicas de espécies, originalmente encontradas em diferentes regiões, lentamente se tornam mais semelhantes devido ao movimento de pessoas, cargas e espécies.

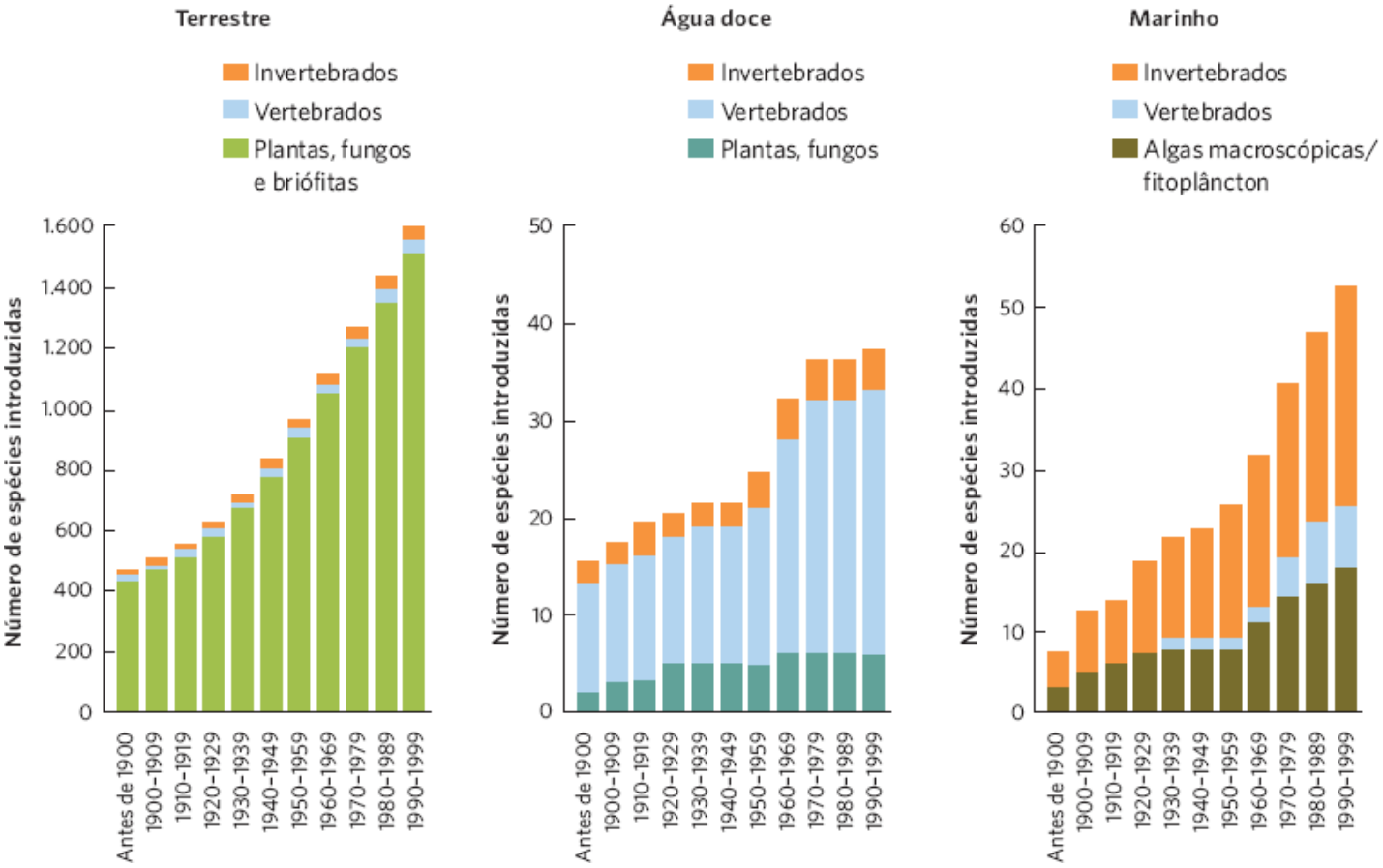


Figura 23.17 Aumentos nas espécies introduzidas ao longo do tempo. Nos países nórdicos do norte da Europa, tem aumentado com o tempo o número de espécies introduzidas nos ecossistemas terrestres, de água doce e marinho. (Dados de Secretariat of the Convention on Biological Diversity, *Global Biodiversity Outlook* 2, (Montréal, 2006, 81 + vii pages).

POLUIÇÃO

Falamos sobre muitos tipos de poluição em todo este livro. Por exemplo, no Capítulo 2, discutimos a precipitação ácida e, no Capítulo 21, observamos os efeitos de se adicionar nutrientes em excesso aos corpos de água. Ambos os exemplos demonstram os efeitos danosos de poluentes sobre a biodiversidade.

O grupo de substâncias químicas coletivamente chamadas de pesticidas é um tipo comum de poluente. Os pesticidas incluem os inseticidas, que matam os insetos; os herbicidas, que matam as plantas; e os fungicidas, que matam os fungos. Essas substâncias químicas são designadas para atingir um tipo específico de praga; idealmente, elas não causarão danos às outras espécies do ecossistema. Contudo, alguns pesticidas matam, de fato, outras espécies, seja diretamente, sendo tóxicos, ou indiretamente, alterando teias alimentares, como vimos no estudo de alagados discutido no fim do Capítulo 18. Naquele estudo, uma quantidade muito pequena de um inseticida, embora não diretamente tóxica aos girinos, era tóxica para o zooplâncton. A morte do zooplâncton iniciou uma cadeia de eventos na teia alimentar que impediu que os girinos obtivessem alimentos suficientes para se metamorfosearem antes de a poça secar. Por meio de um efeito indireto, o inseticida causou a morte de cerca de metade dos girinos.

O estudo clássico sobre os pesticidas examinou o papel dos inseticidas DDT nas aves de rapina. Durante as décadas de 1950 e 1960 nos EUA, declinaram drasticamente as populações de muitas aves de rapina, particularmente o falcão-peregrino (*Falco peregrimus*), a águia-americana, a águia-pescadora (*Pandion haliaetus*) e o pelicano-marrom (*Pelecanus occidentalis*). Várias dessas espécies desapareceram de grandes áreas, e o falcão-peregrino desapareceu de todo o leste dos EUA. As causas desses declínios populacionais foram rastreadas até a poluição de *habitats* aquáticos pelo DDT, um pesticida largamente usado para controlar pragas de plantações e vetores de mosquitos da malária após a Segunda Guerra Mundial.

Quando esse pesticida entra em um corpo de água, ele se liga a partículas, incluindo as algas, para tornar-se cerca de 10 vezes mais concentrado do que na água propriamente dita. Quando as algas são consumidas pelo zooplâncton, o DDT se acumula nos tecidos gordurosos até o zooplâncton ter uma concentração que é cerca de 800 vezes maior que a da água, como mostrado na Figura 23.18. O processo de aumento da concentração de um contaminante à medida que ele se move para cima na cadeia alimentar é conhecido como **biomagnificação**. Quando os pequenos peixes comem o zooplâncton e os grandes peixes comem os pequenos peixes, o DDT pode ficar concentrado cerca de 30 vezes mais. Finalmente, quando uma ave comedora de peixe como a águia-pescadora consome um peixe grande, o DDT se torna concentrado 10 vezes mais. Em

resumo, no topo da cadeia alimentar, o inseticida está 276 mil vezes mais concentrado no corpo da ave comedora de peixe do que ele estava na água. Essa concentração tão alta nas aves de rapina interfere em sua fisiologia de uma maneira que faz com que os ovos que a fêmea deposita tenham cascas muito finas. Quando os pais se sentam sobre esses ovos de casca fina, eles se quebram e os embriões morrem. Esse afinamento da casca do ovo fez com que as populações das aves predadoras despencassem durante a década de 1960.

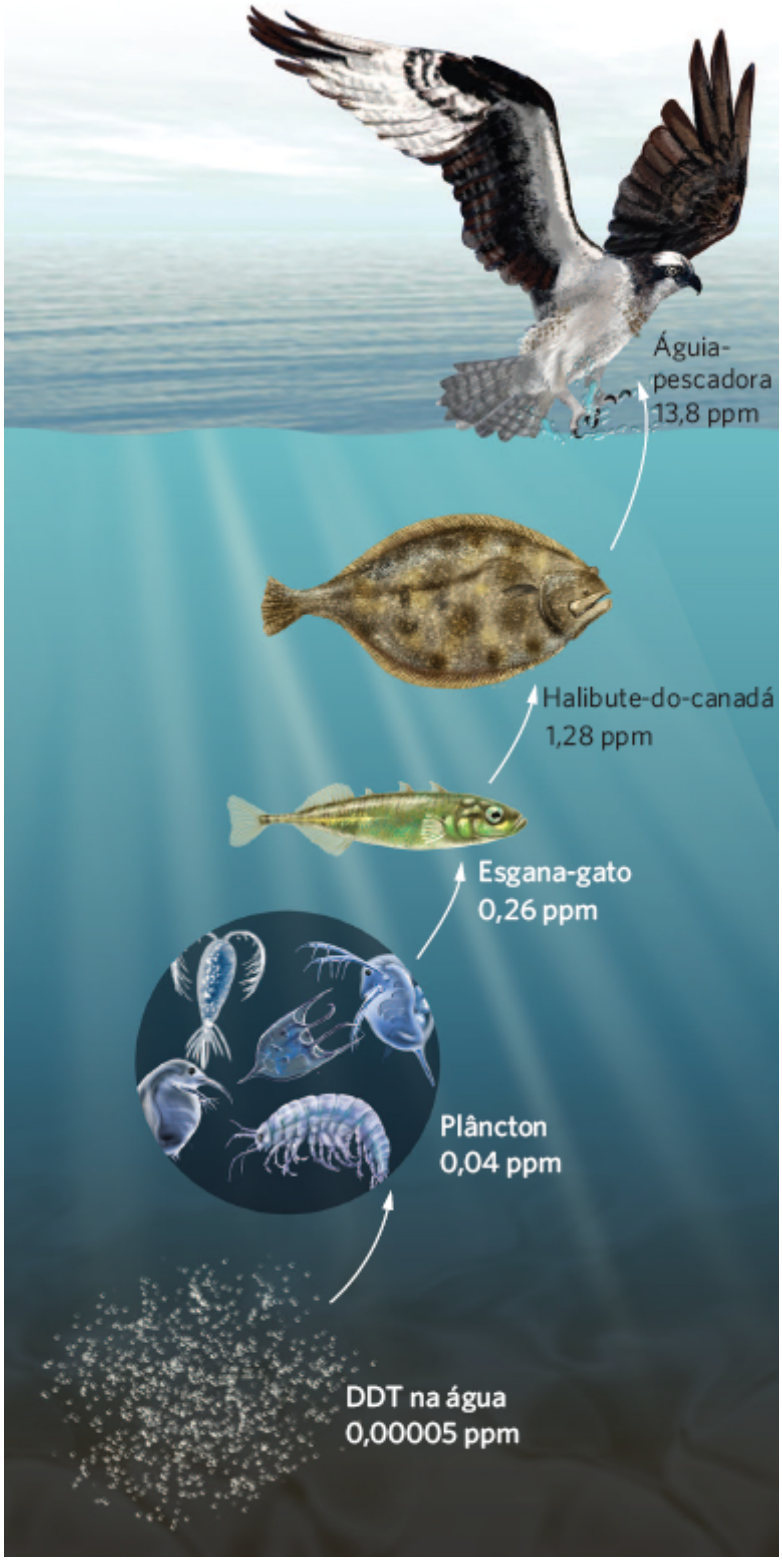
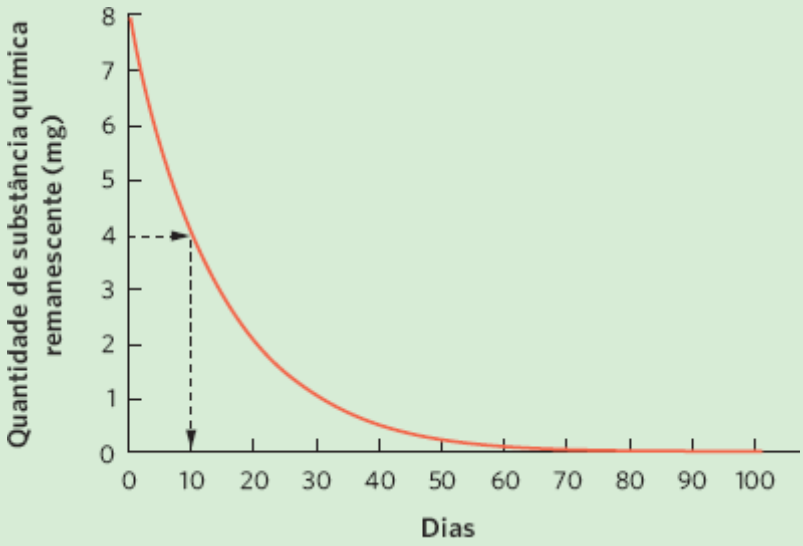


Figura 23.18 Biomagnificação do DDT. Quando o DDT foi largamente utilizado para controlar insetos, ele podia ser encontrado em baixas concentrações na água. Contudo, sua concentração aumentou nas partículas com as quais se liga na água, como as algas. Em cada nível trófico mais alto, o inseticida se torna cada vez mais concentrado. (Dados de Woodwell GM, Wurster CF, Jr., and Isaacson PA, DDT residues in East Coast estuary. A case of biological concentration of a persistent insecticide. *Science* 1967; 156: 821-824.)

Biomagnificação O processo pelo qual a concentração de contaminantes aumenta à medida que ele se move para cima na cadeia alimentar.

Meias-vidas dos contaminantes

Como mencionamos, um importante fator na determinação de que um contaminante, como um pesticida ou um composto radioativo, afeta o ambiente é o tempo em que ele permanece ativo no ambiente. Um modo útil de avaliar essa persistência é medir o tempo necessário para que o contaminante se decomponha até metade da sua concentração original, o que chamamos de **meia-vida**. Para calcular a meia-vida, começamos por reconhecer que a maioria das substâncias químicas tem uma taxa de decomposição que segue uma curva exponencial negativa, como mostrado na figura adiante para uma substância hipotética. Se começarmos com 8 mg da substância e quisermos saber quantos dias ela leva para que se decomponha até ter somente 4 mg restantes ativos, vemos no gráfico que isso leva 10 dias. Para se decompor pela metade novamente, de 4 para 2 mg, leva outros 10 dias.



É relativamente fácil determinar a meia-vida quando temos um gráfico linear. Contudo, é mais difícil quando temos somente dois pontos: a quantidade de uma substância com a qual nós começamos é a quantidade da substância remanescente em algum ponto no futuro. Nesses casos, podemos fazer uso de uma equação que calcula as meias-vidas:

$$t_{1/2} = t \ln(2) \div \ln(N_0 \div N_t)$$

Em que $t_{1/2}$ é a meia-vida da substância, N_0 é a sua quantidade inicial e N_t é a quantidade da substância após um período de tempo (t) ter decorrido. Por exemplo, usando os dados da figura, começamos com 8 mg de uma substância e, após 30 dias, temos apenas 1 mg remanescente. Usando esses dados, podemos calcular a meia-vida:

$$t_{1/2} = 30 \ln(2) \div \ln(8 \div 1)$$

$$t_{1/2} = 20{,}8 \div 2{,}08$$

$$t_{1/2} = 10 \text{ dias}$$

Note que essa é a mesma resposta que obtivemos estimando a meia-vida diretamente da curva.

EXERCÍCIO Os pesticidas modernos são geralmente designados para se decomporem rapidamente, de modo que seus efeitos nas espécies que não são alvos no ecossistema sejam minimizados. Imagine que você borrife um alagado com um inseticida para matar mosquitos que carregam o vírus do oeste do Nilo e isso cause uma concentração na água de 50 partes por bilhão (ppb). Vinte e quatro horas mais tarde, você tira uma amostra da água e descobre que a água agora contém 10 ppb da substância. Usando esses dados, calcule a meia-vida da substância.

Meia-vida O tempo exigido por uma substância para se decompor até a metade da sua concentração original.

A compreensão da conexão entre o DDT e as populações declinantes de aves levou o governo dos EUA a banir o uso do DDT e de pesticidas semelhantes em 1972. Desde então, inseticidas alternativos têm sido desenvolvidos. Com a ajuda de muitos biólogos que cuidavam de centenas de aves de rapina, as populações das espécies como a do falcão-peregrino e a águia-americana têm se recuperado. O DDT ainda é usado em muitos países tropicais, embora agora de maneira limitada, como nas casas para controlar os mosquitos que transportam a malária.

MUDANÇA GLOBAL DO CLIMA

A mudança global do clima desempenha tanto o papel futuro quanto o presente na biodiversidade das espécies. No Capítulo 5, discutimos o efeito dos gases de estufa e de como gases como o vapor de água, o CO_2, o metano e o óxido nitroso possibilitam ao nosso planeta ficar naturalmente aquecido ao absorver a radiação infravermelha emitida pela Terra, e então reirradiando uma parte de volta para a Terra. Durante o último século, as atividades humanas aumentaram a concentração desses gases de estufa na atmosfera (veja "Ecologia hoje", no Capítulo 4), assim como os gases usados como refrigerantes, conhecidos como clorofluorcarbonos (CFCs). Um resultado do aumento nos gases de estufa tem sido aumento na temperatura média da Terra. Desde 1980, quando as primeiras medidas foram feitas, até 2013, a temperatura na Terra aumentou em média de 0,8°C, como ilustrado na Figura 23.19. Embora isso seja uma média, algumas partes do mundo, como o norte do Canadá e do Alasca, têm sofrido aumentos de temperatura tão altos quanto 4°C.

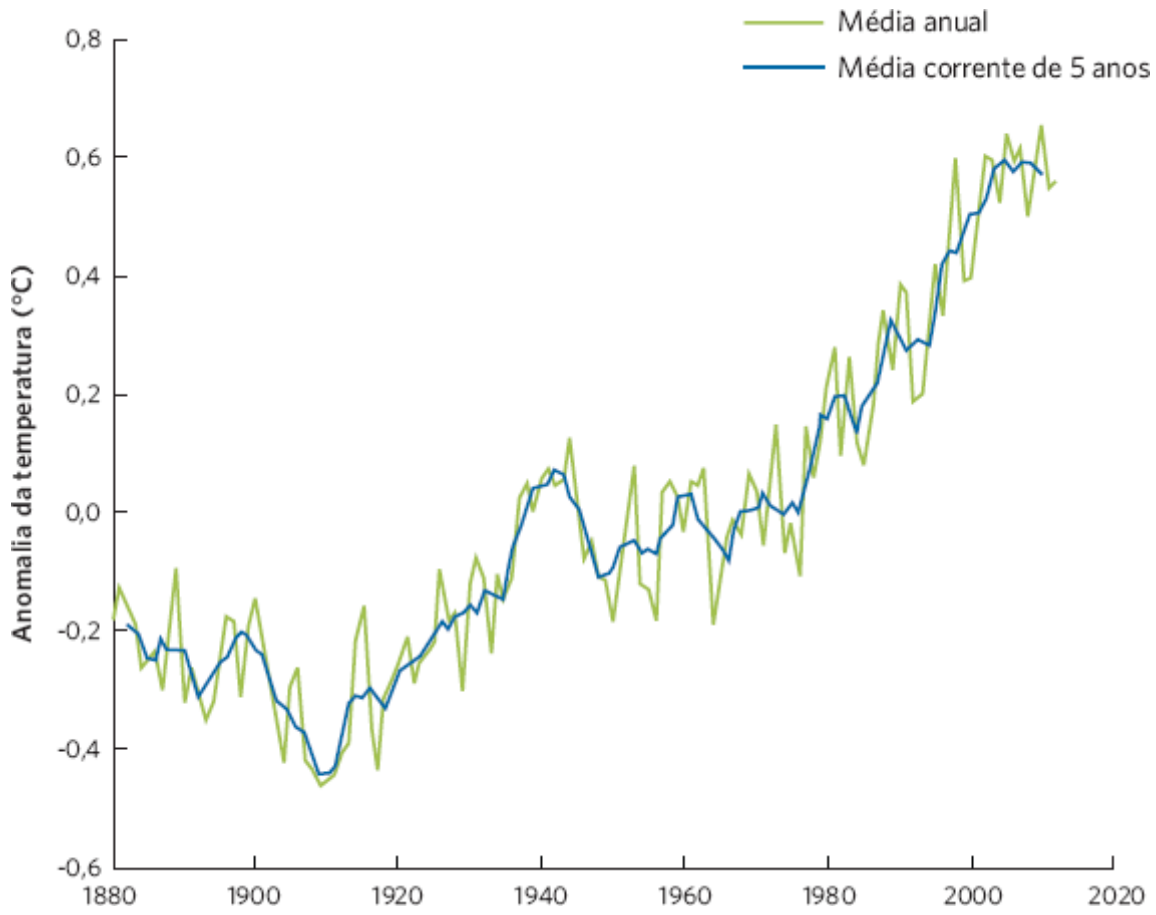


Figura 23.19 Aquecimento global ao longo do tempo. Com base em milhares de medidas por todo o mundo, os cientistas têm observado aumento de 0,8°C em média na temperatura do nosso planeta. Por causa da variação de ano para ano nas temperaturas, o padrão de temperaturas crescentes fica mais claro quando examinamos temperaturas médias em períodos de 5 anos. A anomalia da temperatura é uma comparação da temperatura de cada ano comparada com a temperatura média observada de 1951 até 1980. (Dados de http://data.giss.nasa.gov/gistemp/graphs_v3/.)

O aquecimento global tem causado uma série de efeitos que podem ser observados diretamente. Por exemplo, devemos esperar que temperaturas mais altas causem mais derretimento do gelo do mundo. Como observamos no fim do Capítulo 5, a maciça calota polar no Ártico diminuiu em massa de 45% durante os últimos 30 anos. Analogamente, o declínio no gelo de 2002 a 2010 tem sido de mais de 1.300 gigatoneladas métricas para a Antártida, e de mais de 1.700 gigatoneladas métricas para a Groenlândia. Esses dados podem ser vistos nas partes A e B da Figura 23.20. Todos esses derretimentos de gelo, combinados com o aquecimento global dos oceanos (o que faz as águas se expandirem), devem causar aumento nos níveis do mar. Os pesquisadores têm examinado medidas de água para marés oceânicas desde 1870 e, como esperado, observaram aumento constante no nível do mar; atualmente, o nível do mar é 0,2 m maior do que era em 1870. Durante os últimos 20 anos, o nível do mar vem subindo mais de 3 mm por ano, como mostrado na Figura 23.20C. Nessa taxa, o mar se elevará 0,3 m a cada 100 anos, o que é bastante para afetar dramaticamente *habitats* em ilhas ao longo de áreas costeiras.

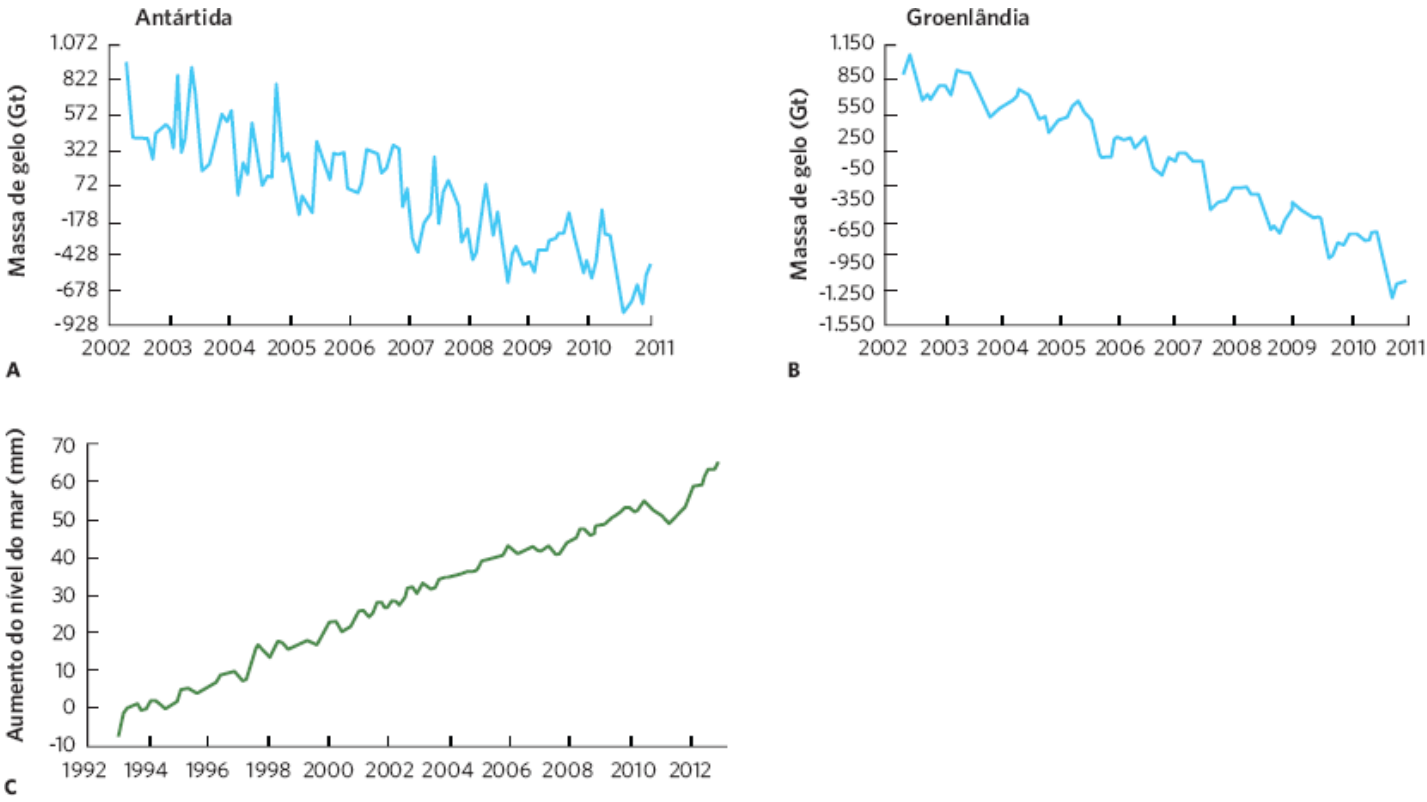


Figura 23.20 Aquecimento global e derretimento do gelo. Na Antártida (**A**) e na Groenlândia (**B**), a quantidade de gelo diminuiu firmemente de 2002 a 2010. Dados são plotados em relação à massa de gelo média durante todo o período de tempo inteiro. Medições do nível do mar a partir de 1993 a 2013 demonstram um contínuo aumento do nível do mar em relação ao nível do mar em 1993. (Dados de http://climate.nasa.gov/key_indicators#globalTemp.)

Como observamos ao longo deste livro, essas mudanças nas temperaturas globais já estão afetando as espécies. No Capítulo 8, discutimos quantas espécies de plantas agora florescem mais cedo na primavera do que o faziam em décadas passadas, e algumas espécies de aves e anfíbios agora se reproduzem mais cedo. No Capítulo 11, vimos que as temperaturas mais altas no oceano têm causado uma grande mudança nas espécies de peixes que vivem no Mar do Norte. Muitas das espécies que historicamente viviam no Mar do Norte se deslocaram mais para o norte, para águas mais frias, enquanto várias espécies que viviam em águas mais para o sul se deslocaram para o Mar do Norte; isso mudou a composição de espécies das comunidades.

A mudança do clima global não tem apenas levado a uma grande extinção de espécies. Contudo, é difícil para os cientistas prever o que acontecerá ao clima global no futuro e como essas mudanças poderão afetar as espécies e os ecossistemas. Para avaliar isso, os pesquisadores desenvolveram modelos computacionais que fazem previsões sobre como a temperatura e a precipitação mudarão nas décadas futuras. Um dos fatores críticos é o quanto nós continuaremos a acrescentar na quantidade de CO_2 da atmosfera. Como mostra a Figura 23.21, os pesquisadores preveem que um pequeno aumento no CO_2 fará com que as latitudes mais ao norte sofram aumento adicional de 4°C nas temperaturas médias até o fim deste século. Um grande aumento de CO_2 elevará as temperaturas em 7°C. Os pesquisadores preveem que essas mudanças farão com que eventos extremos de tempo, como furacões e secas, ocorram com mais frequência. Além disso, algumas regiões do mundo terão precipitações anuais maiores do que a atualmente típica, enquanto outras regiões terão menos. Embora previsões específicas variem com os diferentes modelos, as distribuições de organismos na natureza provavelmente mudarão à medida que o clima na Terra mude ao longo do próximo século.

Os esforços de conservação podem reduzir ou reverter declínios na biodiversidade

Vimos que as atividades humanas têm causado um declínio na biodiversidade do mundo; agora olharemos para o que pode ser feito para retardar ou até mesmo reverter esses declínios. A longo prazo, precisamos estabilizar o tamanho da população humana, porque as atividades humanas têm causado declínios na maioria das espécies durante os últimos séculos. A curto prazo, precisamos reduzir as fontes antrópicas de mortalidade que diminuem a produção de algumas espécies, de tal modo que essas espécies possam persistir no futuro. Durante as últimas décadas, os cientistas vêm desenvolvendo estratégias efetivas para preservar a biodiversidade, embora essas abordagens não sejam frequentemente nem fáceis e nem baratas. Nesta seção, focalizaremos na proteção e manejo de *habitats*, redução de coleta e reintrodução de espécies.

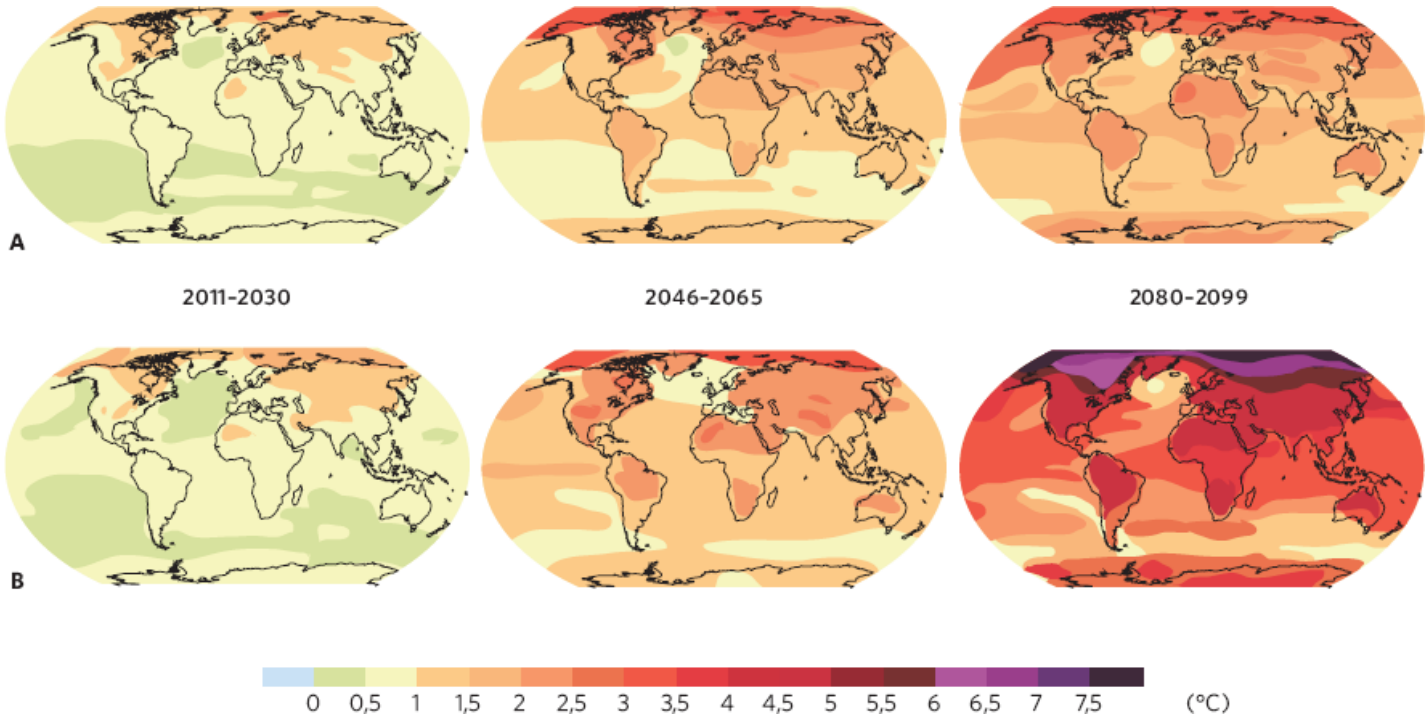


Figura 23.21 Mudanças previstas nas temperaturas globais. Conforme assumirmos (**A**) baixos ou (**B**) altos aumentos para os anos futuros no CO_2, prevê-se que a temperatura vai mudar. As mudanças na temperatura são relativas à temperatura média observada de 1961 a 1990. (Dados de Meehl GA *et al.* Global climate projections. In *Climate Change 2007*: *The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Ed S. Solomon, *et al.* [Cambridge University Press, 2007].)

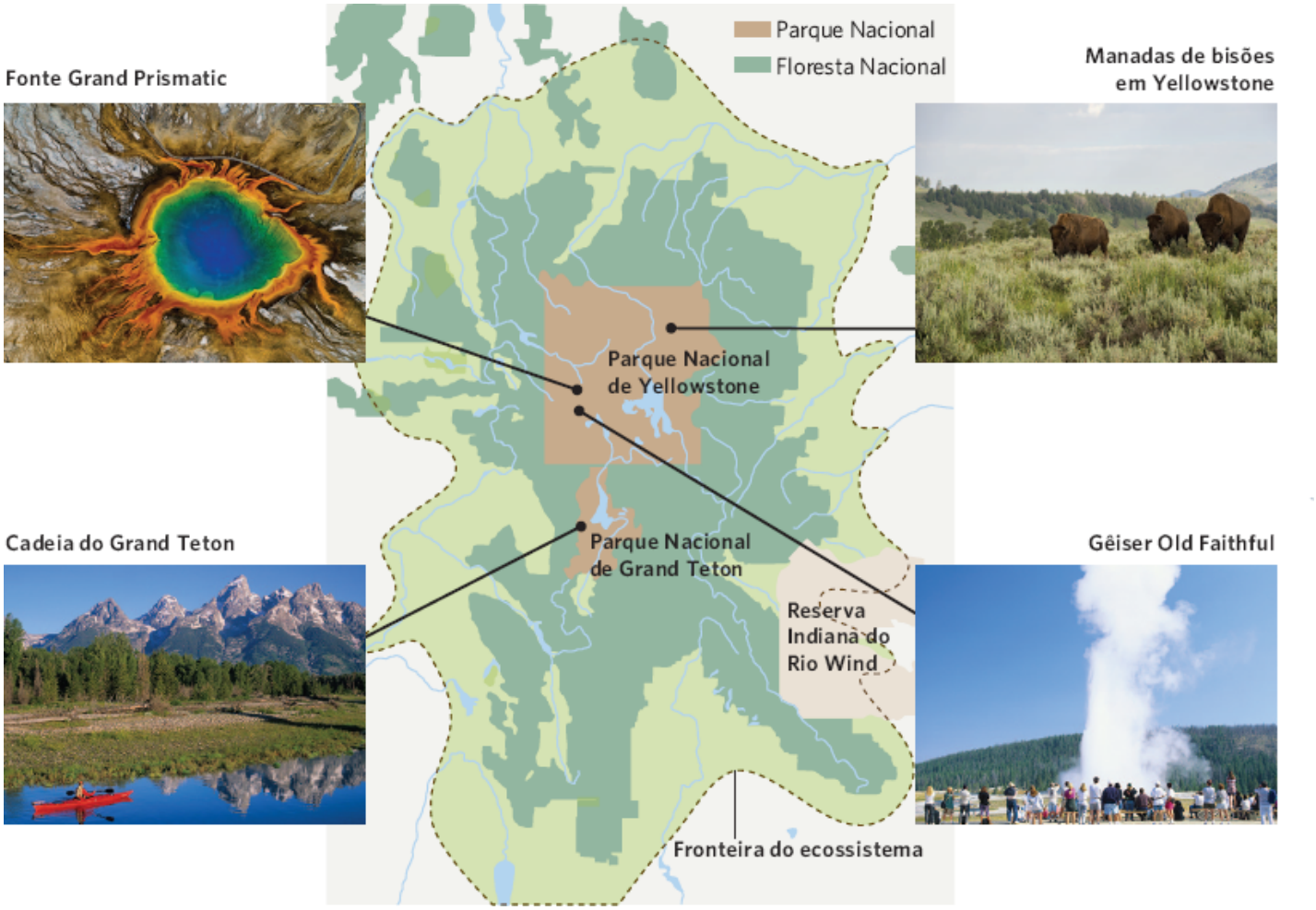


Figura 23.22 Ecossistema do Grande Yellowstone. Para melhor preservar as espécies na região, o Parque Nacional de Yellowstone e os muitos diferentes tipos de terra que o rodeiam estão sendo gerenciados em conjunto como um grande ecossistema. (Fotografia de Luis Castaneda/age fotostock (Fonte *Grand Prismatic*; Super Stock/age fotostock (Manada de bisões em *Yellowstone*); James Steinberg/Science Source (Gêiser *Old Faithful*) e James Kay/DanilaDelimont.com (Cadeia do *Grand Teton*).)

PROTEÇÃO DE HABITAT

Como o maior contribuinte para a perda da biodiversidade é a perda de *habitat*, um dos grandes fatores para conservar a biodiversidade tem sido a proteção dos *habitats*. A meta ao proteger um *habitat* costuma ser a preservação de uma área suficientemente grande para sustentar uma **população mínima viável (PMV)**, que é o menor tamanho da população de uma espécie que pode persistir em face da variação ambiental. A população deve também ter uma abrangência grande o suficiente para impedir que catástrofes locais, como furacões ou incêndios, ameacem a espécie inteira. Ao mesmo tempo, algum grau de subdivisão da população pode ajudar a impedir a disseminação de doenças de uma subpopulação para outra.

A tarefa de proteger um *habitat* adequado torna-se mais complicada quando o *habitat* de uma população precisa mudar com as estações, ou quando ele passa por migrações sazonais de grandes escalas. No ecossistema do Serengueti, no leste da África, por exemplo, os padrões e a distribuição da precipitação e do crescimento das plantas variam sazonalmente. As grandes populações de gnus, zebras e gazelas executam migrações sazonais de longa distância, em busca de áreas adequadas de pastagens. Como as populações migratórias usam toda a área do ecossistema do Serengueti no curso de 1 ano, a preservação de somente uma parte não atenderia suas necessidades. Por razões semelhantes, as maciças manadas de bisão (também chamado de "búfalo")* não podem ser completamente restauradas nas pradarias norte-americanas porque suas rotas de migração sazonais estão agora bloqueadas por quilômetros de cercas e campos de cultivo. O bisão sobrevive em pequenas e poucas reservas no oeste americano (mais notavelmente no ecossistema do Grande Yellowstone), mas a maior parte das terras já ocupadas não pode ser mais recuperada.

O ecossistema do Grande Yellowstone, uma área de 80.000 km^2 centrada no Parque Nacional de Yellowstone, no Wyoming, é um dos exemplos mais bem conhecidos de preservação de um grande conjunto de *habitat* e inclui terras federais, estaduais e privadas de três estados, como ilustrado na Figura 23.22. O plano de manejo para o ecossistema do Grande Yellowstone busca manter a região em uma condição natural e autossustentada. Os incêndios de florestas naturais são permitidos, como aconteceu em 1988 em cerca de metade do Parque Nacional de Yellowstone, e os predadores do topo, como o urso-cinzento e o lobo-cinzento, devem ser restaurados. Como veremos em "Ecologia hoje", esses predadores de topo proporcionam controles naturais das populações dos grandes pastadores, e o controle das populações dos pastadores tem efeitos de longo alcance no ecossistema.

População mínima viável (PMV) O menor tamanho da população que uma espécie pode persistir em face da variação ambiental.

A necessidade de preservar *habitats* é reconhecida em todo o mundo, e muitos países estão separando áreas para isso. A quantidade de *habitat* terrestre que está sendo protegida vem aumentando continuamente nos últimos 40 anos, como mostrado na Figura 23.23A. De fato, 57% dos países do mundo têm protegido pelo menos um décimo de suas terras. Embora a necessidade de proteger *habitats* marinhos tenha sido reconhecida muito recentemente, como mostra a Figura 23.23B, ela também vem aumentando ao longo do tempo.

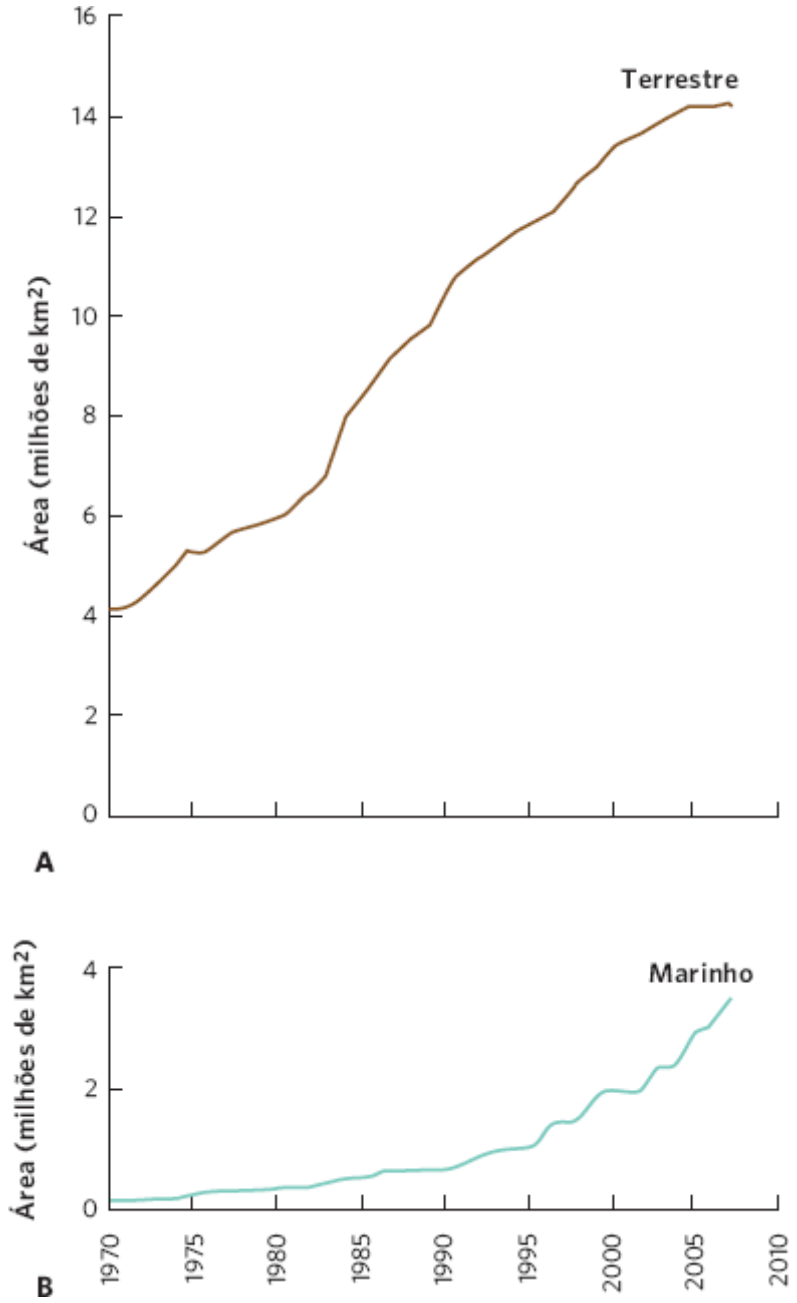


Figura 23.23 Áreas terrestres e marinhas protegidas. **A.** Os ecossistemas terrestres têm uma história mais longa de serem protegidos e esse nível de proteção tem aumentado nos últimos 40 anos. **B.** Os ecossistemas marinhos começaram a receber proteção muito mais tarde, mas a quantidade de *habitats* marinhos protegidos vem também aumentando ao longo do tempo. Uma pequena quantidade adicional de *habitats* terrestres e marinhos está agora protegida; no entanto, como o ano em que a proteção se iniciou é desconhecido, ela não é mostrada. (Dados do Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2010. *Global Biodiversity Outllok* 3 [Montréal, 2010, 94 p.]. http://www.cbd.int/doc/publications/gbo/gbo3-final-en.pdf.)

Mesmo quando terras são legalmente protegidas, muitos países não conseguem protegê-las de posseiros e caçadores, e frequentemente os governos permitem mineração e cortes de madeira dentro de áreas protegidas. Contudo, envolver as pessoas do local no projeto e na gestão de áreas protegidas tem sido particularmente eficiente; assim, os benefícios da conservação, que frequentemente incluem uma receita produzida pelo ecoturismo, tornam-se tangíveis e economicamente competitivos para as pessoas locais. Os esforços mais bem-sucedidos geralmente incluem grandes áreas geográficas, baixas densidades humanas, uma atitude positiva do público em relação aos esforços de preservação e um reforço efetivo da legislação para evitar que as espécies sejam caçadas.

COLETA REDUZIDA

Enquanto a coleta é identificada como uma causa de declínio para as espécies, reduzi-la é uma abordagem óbvia para proteção. Contudo, isso é complicado quando envolve meios de vida das pessoas. Por exemplo, vimos que o colapso do pesqueiro do bacalhau-do-Atlântico teve grande impacto econômico negativo na indústria pesqueira, que dependeu do bacalhau por gerações, e nos negócios sustentados pela indústria da pesca do bacalhau. Embora algumas espécies possam levar muito tempo para recuperar suas populações, reduzir a coleta de uma espécie em declínio frequentemente leva a uma recuperação de sua abundância. Por exemplo, a foca-elefante-do-norte *(Mirounga angustirostris)* foi tão caçada no fim do

século 19, que se pensava que ela estivesse extinta (Figura 23.24). Pequenas populações foram subsequentemente descobertas na década de 1890, e a população total foi estimada em cerca de 100 indivíduos. No início do século 20, a foca recebeu proteção dos EUA e México. Uma vez protegida, a população da foca-elefante começou a se recuperar rapidamente, e atualmente há mais de 150 mil indivíduos distribuídos por grande parte da antiga abrangência dessa espécie, na Califórnia e no México. Sucessos semelhantes ocorreram para o crocodilo-americano (*Crocodylus acutus*), o grou-americano (*Grus americana)* e a águia-americana.

Figura 23.24 Foca-elefante-do-norte. Uma vez caçada até quase a extinção, a proteção legal pelo México e os EUA permitiu que a população aumentasse para mais de 150.000 espécimes atualmente. Essas focas estão localizadas na costa da Califórnia central. (Fotografia de Wild Nature Photos/Animals, Animals/Earth Scenes.)

REINTRODUÇÃO DE ESPÉCIES

Às vezes, uma espécie chega tão perto de extinção, que é necessário uma intervenção humana para trazê-la de volta. Vimos um exemplo disso quando discutimos o programa de recuperação da doninha-de-patas-pretas no fim do Capítulo 13. Esses esforços podem demandar um grande aporte de esforço e dinheiro, e a recuperação pode levar décadas.

Um exemplo clássico de introdução de uma espécie é o caso do condor-da-califórnia, um grande carniceiro que se alimenta de animais mortos (Figura 23.25). Durante a última metade do século 20, o número de condores diminuiu devido a diversas causas, incluindo a caça ilegal, a coleta ilegal de ovos de ninhos de condor, o consumo de fragmentos de balas de chumbo pelos animais dos quais o condor se alimenta, e consumo pelo condor de coiotes e roedores mortos envenenados. Quando a população do condor no sul da Califórnia despencou para pouco mais que 30 indivíduos no fim da década de 1970, os biólogos tomaram a difícil decisão de trazer a população inteira para o cativeiro. De 1982 a 1987, as 22 aves selvagens remanescentes foramcapturadas e trazidas para instalações especiais de reprodução, localizadas nos zoológicos de Los Angeles e San Diego, onde ficaram protegidas das ameaças que tinham causado um dano tão grande à natureza.

Figura 23.25 Condor-da-califórnia. Esta grande ave carniceira esteve à beira da extinção na década de 1980, quando somente 22 aves permaneciam na natureza. Um programa de reprodução em cativeiro, seguido de reintroduções na natureza, trouxe o número de volta a 400 aves, que vivem atualmente em cativeiro e na natureza. (Fotografia de Diana Kosaric/age fotostock.)

Os condores apresentaram um desafio extremo para a recuperação. Os indivíduos levam de 6 a 8 anos para alcançarem a maturidade, então normalmente depositam um ovo por ano na natureza. Contudo, os pesquisadores descobriram que se eles removessem esse único ovo, a fêmea depositava outro. De fato, uma fêmea do condor pode ser enganada para depositar até 3 ovos por ano. Os biólogos incubaram os ovos adicionais e criaram as aves usando bonecos para alimentar os filhotes para minimizar o contato humano. À medida que os filhotes cresciam, eles eram liberados de volta na natureza. Ao mesmo tempo, esforços foram feitos para reduzir as ameaças aos condores. Esses esforços significativos valeram a pena; em 2013, havia mais de 400 condores vivos tanto em cativeiro quanto na natureza, após as reintroduções na Califórnia, Arizona e México. Além de aumentar a população de condores, esse caso especial chamou a atenção dos residentes locais para a questão da conservação e resultou na preservação de grandes áreas de *habitat* nas regiões montanhosas do sul da Califórnia. As pessoas também passaram a compreender que restaurar a população de condores poderia ser compatível com outros usos da terra. A recreação não precisa ser banida dos *habitats* do condor se o acesso humano aos locais dos ninhos for restringido. A caça legal não causa danos aos condores se balas de aço em vez de balas de chumbo forem utilizadas. Finalmente, as fazendas não ameaçam as populações de condores se os programas controle de coiotes e roedores forem seguros para os condores.

As reintroduções de espécies podem custar milhões de dólares e costumam ser dirigidas para espécies que tocam o público como as doninhas-de-patas-pretas, os condores e os lobos. Algumas pessoas podem questionar se é efetivo gastar milhões de dólares para salvar uma espécie. Contudo, os esforços feitos para salvar uma única espécie, como separar *habitat* e reduzir a ocorrência de venenos, frequentemente têm efeitos positivos sobre um grande número de espécies. Há um excelente exemplo disso em "Ecologia hoje", que detalha os efeitos no ecossistema de reintroduzir o lobo-cinzento no Parque Nacional de Yellowstone.

Ao longo deste livro, examinamos os fatores que determinam a distribuição e a abundância de espécies em todo o mundo. Vimos que há uma fantástica diversidade de espécies na Terra que nos impressiona com sua beleza e representa papéis essenciais nos ecossistemas dos quais dependemos. O declínio na biodiversidade do mundo está em um estágio crítico, visto que as atividades humanas ameaçam a população de muitas espécies. Contudo, ao apreciar a importância das espécies do mundo e compreender sua ecologia, podemos dar os passos necessários para reduzir os declínios nas populações e nas extinções de espécies e encontrar maneiras de coexistir.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

DEVOLUÇÃO DOS LOBOS A YELLOWSTONE

Os lobos e os alces de Yellowstone. Após a reintrodução dos lobos, a população de alces declinou e o ecossistema mudou. (Fotografia de Larry Thorngreen.)

Como vimos neste capítulo, restaurar a biodiversidade pode ser um desafio difícil, e em nenhum lugar isso ficou mais visível do que na tentativa de devolver o lobo-cinzento para o ecossistema do Grande Yellowstone. Os desafios nesse caso incluíram fatores ecológicos, econômicos, sociais e políticos. Acima de tudo, nem todo mundo está animado para trazer de volta o predador do topo com uma reputação de ser um matador sanguinário.

O lobo-cinzento já correu pela maior parte da América do Norte, mas o medo dos lobos e o receio de eles predarem as criações resultaram em programas de governo que eliminaram o lobo de quase todos os EUA e sudoeste do Canadá. Esses programas causaram a erradicação do lobo de todos os 48 estados de menor latitude, exceto do norte de Minnesota, em 1925. Na década de 1940, Aldo Leopold, um proeminente professor de manejo da vida selvagem, propôs pioneiramente trazer de volta os lobos para o Parque Nacional de Yellowstone. Por volta da década de 1960, atitudes públicas com relação aos lobos iniciaram uma mudança à medida que muitas pessoas começaram a ver o valor intrínseco de restaurar o ecossistema para um estado mais natural. Em 1973, a Lei das Espécies Ameaçadas foi aprovada, e ela classificou o lobo-cinzento como uma espécie ameaçada, o que exigiu o desenvolvimento de um plano que pudesse aumentar sua abundância. Por ser uma área protegida, Yellowstone era um lugar óbvio para uma possível reintrodução.

O plano para reintroduzir os lobos tinha pessoas a favor e pessoas contra. Pesquisas de opinião pública descobriram que o público em geral e os turistas que visitavam o parque estavam a favor da ideia. Contudo, os caçadores locais se preocupavam que os lobos pudessem reduzir as populações das grandes espécies caçadas, como o alce. Mais ainda, os fazendeiros com criações locais se preocupavam com seus animais porque os lobos, às vezes, matam gado e carneiros. Por quase duas décadas, a reintrodução dos lobos foi debatida, estudada e avançou e recuou em diferentes direções pelos políticos, representando as várias diferentes opiniões. Durante todo o início da década de 1990, o Serviço da Vida Selvagem e da Pesca dos EUA promoveu 130 audiências das cidades na área e recebeu milhares de comentários escritos de uma proposta de um plano de reintrodução. Eles também estimaram impactos de reintrodução do lobo em Yellowstone. Sua melhor estimativa foi que uma eventual população de 100 lobos mataria cerca de 20 rezes, 70 carneiros e 1.200 ungulados selvagens como os alces, cervos e antílopes a cada ano, de uma população de 95.000 ungulados selvagens. O benefício econômico do aumento do turismo para a área devido aos lobos foi estimado em US$ 23 milhões, que era um valor instrumental significativo. Após uma série de audiências judiciais e repetidos julgamentos a favor do plano de reintrodução, 31 lobos foram capturados no Canadá e liberados em Yellowstone, entre 1995 e 1996.

Quase duas décadas depois, os efeitos da reintrodução foram sentidos por todo o ecossistema. Quando os lobos foram erradicados no início do século 20, a população de alces rapidamente aumentou, e seu forrageamento praticamente eliminou as árvores do choupo-do-canadá e do pópulus ao longo dos rios. A volta dos lobos e seu rápido aumento para uma população de mais de 220 indivíduos, por volta de 2001, reduziram a população de alces pela metade e fizeram com que os alces alterassem seus usos dos *habitats*. Em vez de gastar grande parte do seu tempo ao longo dos rios e dos riachos durante o verão, os alces se moveram para locais mais altos, onde o risco da predação do lobo era menor. Em consequência, as árvores choupo-do-canadá e do pópulus estavam agora prosperando novamente. Como essas árvores são o alimento favorito dos castores, seu aumento atraiu mais castores para a região, o que levou a um aumento nas represas de castores que formam grandes lagos. Além disso, a reintrodução do lobo causou uma redução severa na população de coiotes, visto que eles são presas para os lobos. Isso provavelmente teve um efeito dominó nas muitas espécies de presas que os coiotes consomem. As carcaças abundantes de alces e outras presas dos lobos também beneficiaram populações de carniceiros como os corvos e as águias-douradas, que uma vez já tinham sido comuns em Yellowstone. Em resumo, a reintrodução do lobo fez o ecossistema retroceder ao aspecto com que se parecia na sua condição primitiva. Em 2008, a população de lobos em Yellowstone foi considerada recuperada o bastante para ser retirada da

lista federal de espécie ameaçada. Os lobos agora são caçados em quantidades limitadas e a população tem persistido. Será interessante observar se a caça afeta o tamanho da população de lobos e os efeitos continuados que lobos terão sobre o ecossistema.

O retorno do lobo para o ecossistema do grande Yellowstone demonstra que restaurar a biodiversidade não é uma tarefa simples. Os planos de restauração precisam considerar não apenas a ecologia da reintrodução, mas também os fatores sociais, políticos e econômicos. Os planos devem ser avaliados por todas as partes interessadas e o processo pode frequentemente levar muito tempo. Com paciência, contudo, as espécies e os ecossistemas podem, por fim, ser restaurados.

A

B

C

Efeitos dos lobos no ecossistema de Yellowstone. Com a redução das populações de alce devido a introduções de lobo, recuperaram-se as árvores choupo-do-canadá e pópulos ao longo das margens do rio. Essas fotos foram tiradas em Soda Butte Creek em (A) 1997, (B) 2001 e (C) 2010. (Fotos de (A) National Park Service; (B) e (C) William J. Ripple.)

Fontes: Fritts SH *et al*. Planning and implementing a reintroduction of wolves to Yellowstone National Park and Central Idaho. *Restoration Ecology* 1997;5: 7-27.
Ripple WJ, Betscha RL. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 2011; 145: 205-213.
Smith DW *et al*. Yellowstone after wolves. *BioScience* 2003; 53: 330-340.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **O valor da biodiversidade surge de considerações sociais, econômicas e ecológicas.** Os valores instrumentais representam os benefícios materiais que as espécies e os ecossistemas proporcionam aos humanos, incluindo alimento, remédio, filtragem da água e polinização. Os valores intrínsecos reconhecem que as espécies

e os ecossistemas são valiosos independentemente de qualquer benefício aos humanos.

■ **Embora a extinção seja um processo natural, sua taxa atual é sem precedentes.** Historicamente, ocorreram cinco extinções em massa, cada uma seguida por uma continuada especiação. A taxa atual de extinção de espécies é mais alta que as taxas médias, o que sugere que nós podemos estar nos estágios iniciais de uma sexta extinção em massa. Muitas espécies estão também sofrendo um rápido declínio em sua diversidade genética, embora esforços estejam sendo feitos para preservar a diversidade genética das criações e das plantações.

■ **As atividades humanas estão causando perda de biodiversidade.** Um dos fatores mais importantes que contribuem para o declínio das espécies é a perda de *habitat*. Outros impactos incluem a sobrecoleta, a introdução de espécies exóticas e a poluição do ambiente com contaminantes. O aquecimento global e a mudança global do clima apresentam uma ameaça crescente. Algumas mudanças já estão ocorrendo e espécies podem não ser capazes de se adaptar a mudanças mais significativas do clima no futuro.

■ **Os esforços de conservação podem reduzir ou reverter declínios na biodiversidade.** Grandes esforços estão sendo feitos para responder ao declínio da biodiversidade. Quantidades crescentes de *habitat* terrestre e marinho estão sendo protegidas, regulações sobre as coletas estão sendo ajustadas para reduzir os declínios populacionais, e espécies à beira da extinção estão sendo reintroduzidas onde *habitats* de alta qualidade existem e onde as ameaças podem ser reduzidas.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Quais fatores podem ser usados para identificar os *hotspots* de biodiversidade?

2. Compare e confronte os valores instrumentais *versus* os valores intrínsecos das espécies e dos ecossistemas.

3. De que maneira a preservação da biodiversidade pode proporcionar benefícios econômicos?

4. Quais dados são necessários para determinar se a taxa atual de extinção é semelhante às extinções em massa do passado?

5. Por que deveríamos estar preocupados em preservar tanto a diversidade de espécies quanto a diversidade genética?

6. Qual é a evidência de que os humanos têm contribuído historicamente para extinções por meio da sobrecoleta?

7. De que modo as espécies introduzidas poderiam contribuir para a extinção de espécies nativas?

8. Por que precisamos considerar o processo da biomagnificação ao avaliar o risco de um pesticida à vida selvagem?

9. Quais efeitos da mudança do clima global já estão sendo observados?

10. Explique os desafios econômicos e sociais que podem surgir ao considerar a reintrodução de uma espécie.

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | GRÁFICOS DE BARRA

Quando queremos comparar a distribuição de classes dentro de diferentes grupos, como o *status* de conservação das espécies de vários táxons, podemos analisar percentuais ou números absolutos. Como parte da nossa discussão do *status* de conservação das coníferas, aves, mamíferos e anfíbios, a Figura 23.5 utilizou gráficos de torta para mostrar diferenças nos percentuais de espécies, que estavam classificadas como pouco preocupantes, quase ameaçadas e ameaçadas. Contudo, podemos obter uma perspectiva um tanto quanto diferente se plotarmos o número absoluto de cada classe usando um gráfico de barra, semelhante ao da Figura 23.13. Um gráfico de barra torna possível mostrar dados de uma maneira em que se empilha um grupo de dados em cima de outro conjunto em uma mesma classe. Isso nos possibilita observar cada classe em termos de seus componentes separados e combinados.

Usando os dados seguintes para o número de espécies de coníferas, aves, mamíferos e anfíbios em cada classe de *status*, crie um gráfico de barras empilhadas.

Compare seu gráfico com o gráfico de torta apresentado na Figura 23.5. Que visões diferentes você obtém ao plotar os números absolutos das espécies usando um gráfico de barras empilhadas que você não poderia obter de um gráfico de torta de proporções de espécies em cada classe?

STATUS DE CONSERVAÇÃO	CONÍFERAS	AVES	MAMÍFEROS	ANFÍBIOS
Pouco preocupante	333	7.677	3.124	2.392
Quase ameaçado	75	880	325	389
Ameaçado	177	1.313	1.139	1.933

*N.T.: Somente nos EUA os bisões são chamados de “búfalos”, embora búfalos verdadeiros sejam os africanos, uma espécie bastante diferente.

Leitura de Gráficos

Os ecólogos frequentemente acham útil mostrar os dados obtidos em gráficos. Diferentemente de uma tabela que contém linhas e colunas de dados, os gráficos nos ajudam a visualizar padrões e tendências nos dados. Esses padrões nos auxiliam a tirar conclusões de nossas observações. Como os gráficos são uma parte tão fundamental da ecologia e da maioria das outras ciências, é necessário se familiarizar com os principais tipos de gráficos que os ecólogos utilizam. Nesta seção, nós revisamos os diferentes tipos de gráficos; além disso, discutimos como criar cada tipo e como interpretar os dados que estão apresentados nos gráficos.

Os cientistas usam os gráficos para apresentar dados e ideias

Um gráfico é uma ferramenta que possibilita aos cientistas visualizar dados ou ideias. Organizar a informação na forma de um gráfico pode nos ajudar a compreender as relações mais claramente. Em todo o seu estudo da ecologia você encontrará muitos tipos diferentes de gráficos. Nesta seção, abordaremos a maioria dos tipos comuns de gráficos que os ecólogos usam.

GRÁFICOS DE DISPERSÃO

Embora muitos gráficos neste livro possam parecer diferentes um dos outros, todos seguem os mesmos princípios básicos. Vamos começar com um exemplo no qual os pesquisadores mediram a temperatura média durante o mês de janeiro em 56 cidades em todos os EUA. Essas cidades abrangem as latitudes de 25° N até 50° N. Os pesquisadores queriam determinar se havia uma relação entre a latitude de uma cidade e sua temperatura média em janeiro.

Podemos examinar essa relação criando um *gráfico de dispersão*, como mostrado na Figura A.1. Na forma mais simples de um gráfico de dispersão, os pesquisadores buscam olhar para duas variáveis; eles colocam os valores de uma variável no eixo x e os valores da outra variável no eixo y. No nosso exemplo, a latitude da cidade está no eixo x e a temperatura média em janeiro da cidade no eixo y. Por convenção, as unidades de medida tendem a se tornar maiores à medida que nos movemos da esquerda para a direita no eixo x, e de baixo para cima no eixo y. Usando esses dois eixos, os pesquisadores poderiam plotar a latitude e a temperatura de cada cidade no gráfico de dispersão. Como é possível ver na figura, há um padrão no gráfico da temperatura média de janeiro declinante à medida que nos movemos para o norte em direção às latitudes mais altas dos EUA.

Quando duas variáveis são plotadas dessa maneira, podemos desenhar uma reta passando pelo meio dos pontos dos dados para descrever a tendência geral desses pontos, como fizemos na Figura A.2. Como uma reta dessas é traçada de modo que se ajuste à tendência geral dos dados, nós a chamamos de *reta de melhor ajuste*. Essa reta possibilita visualizar uma tendência geral. No nosso gráfico, acrescentar uma reta de melhor ajuste torna mais fácil identificar uma tendência nos dados; à medida que nos movemos das latitudes mais baixas para as mais altas, observamos temperaturas mais baixas em janeiro. Isso é conhecido como uma relação negativa entre as duas variáveis, visto que à medida que uma variável aumenta, a outra diminui.

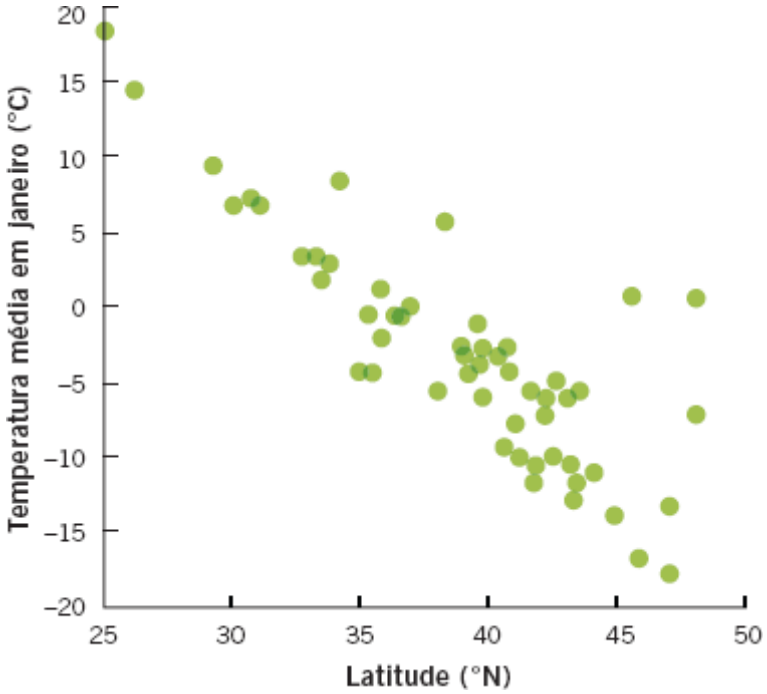


Figura A.1 (Figura de "Análise de dados em ecologia", Capítulo 5) Este gráfico de dispersão mostra a relação entre a latitude e a temperatura média em janeiro para 56 cidades nos EUA.

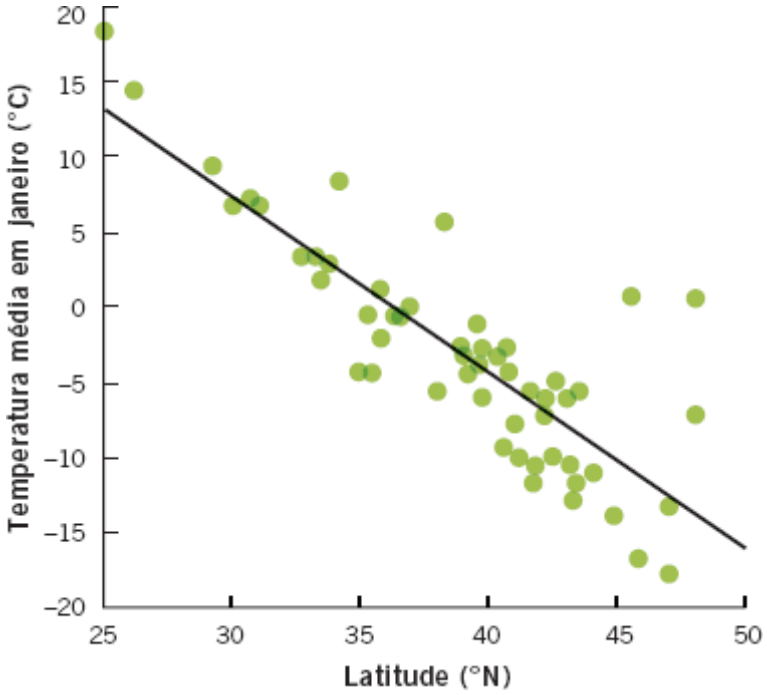


Figura A.2 (Figura de "Análise de dados em ecologia", Capítulo 5) Este gráfico de dispersão inclui uma reta de melhor ajuste que nos ajuda a visualizar mais facilmente a relação entre a latitude e a temperatura média em janeiro para 56 cidades nos EUA.

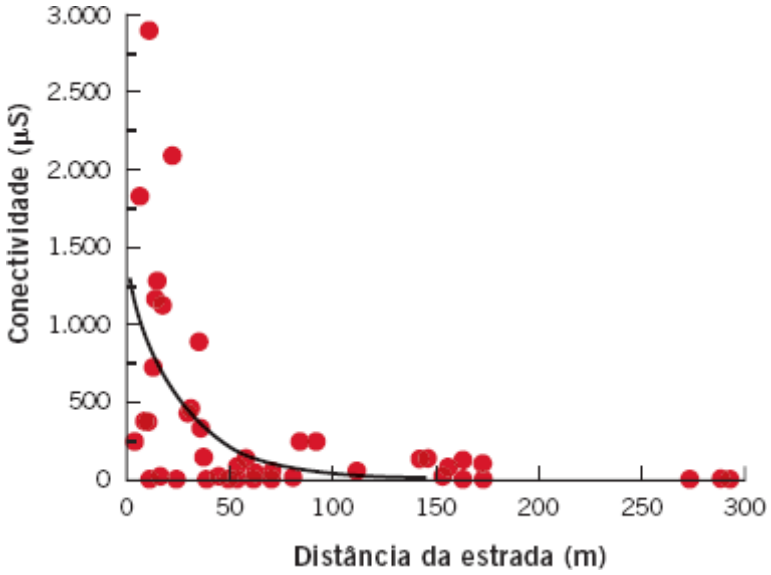


Figura A.3 (Figura 2.12 do texto) O gráfico de dispersão mostra a relação entre a distância de um laguinho até a estrada mais próxima e a quantidade de sal na água do laguinho, que é uma medida em termos de condutividade. A linha de melhor ajuste é uma curva.

Quando plotamos dados usando um gráfico de dispersão, a linha de melhor ajuste pode ser uma reta ou uma curva. Por exemplo, quando os pesquisadores examinaram a condutividade da água em poças nas proximidades da estrada (o que é um indicador da quantidade de presença de sal na estrada), descobriram que à medida que se moviam para longe da estrada, havia inicialmente uma rápida queda na condutividade, mas que, por fim, se nivelava, como ilustrado na Figura A.3. Nesse caso, a linha de melhor ajuste é uma linha curva.

Às vezes, os cientistas coletam dados que seguem uma linha curva, mas eles querem visualizar em termos de uma linha reta, de modo a comparar as inclinações e os interceptos das retas produzidas por diferentes conjuntos de dados. As inclinações e os interceptos podem ser calculados usando a equação de uma linha reta: $y = mx + b$, em que y é a variável dependente, x é a independente, m a inclinação, e b o intercepto. Em muitos casos, os dados que seguem uma linha curva podem ser transformados para seguir uma reta, usando-se eixos que contêm valores rearrumados em uma escala logarítmica. Por exemplo, quando os cientistas examinaram o número de espécies de anfíbios que vivem em ilhas de diferentes tamanhos nas Índias Ocidentais, o gráfico de dispersão resultante mostrou que, a princípio, o número de espécies aumentava rapidamente à medida que a área da ilha aumentava, e então acabava por ser nivelar, como mostrado na Figura A.4A. Quando os mesmos dados são plotados em um gráfico de dispersão usando eixos com uma escala log, a linha de melhor ajuste muda de uma linha curva para uma reta, como mostra a Figura A.4B.

GRÁFICOS LINEARES

Um *gráfico linear* é usado para medidas ao longo do tempo ou do espaço. Por exemplo, os cientistas estimaram o número de humanos vivendo na Terra desde 8.000 anos atrás até hoje. Usando todos os pontos de dados disponíveis, um gráfico linear pode ser usado para conectar cada ponto ao longo do tempo, como mostrado na Figura A.5. Diferente de uma linha de melhor ajuste, que se ajusta a uma linha curva ou reta passando pelo meio de todos os pontos, um gráfico linear conecta um ponto de dado a outro, de modo que a linha pode ser reta ou curva, ou pode se mover para cima e para baixo à medida que segue o movimento de cada um dos dados.

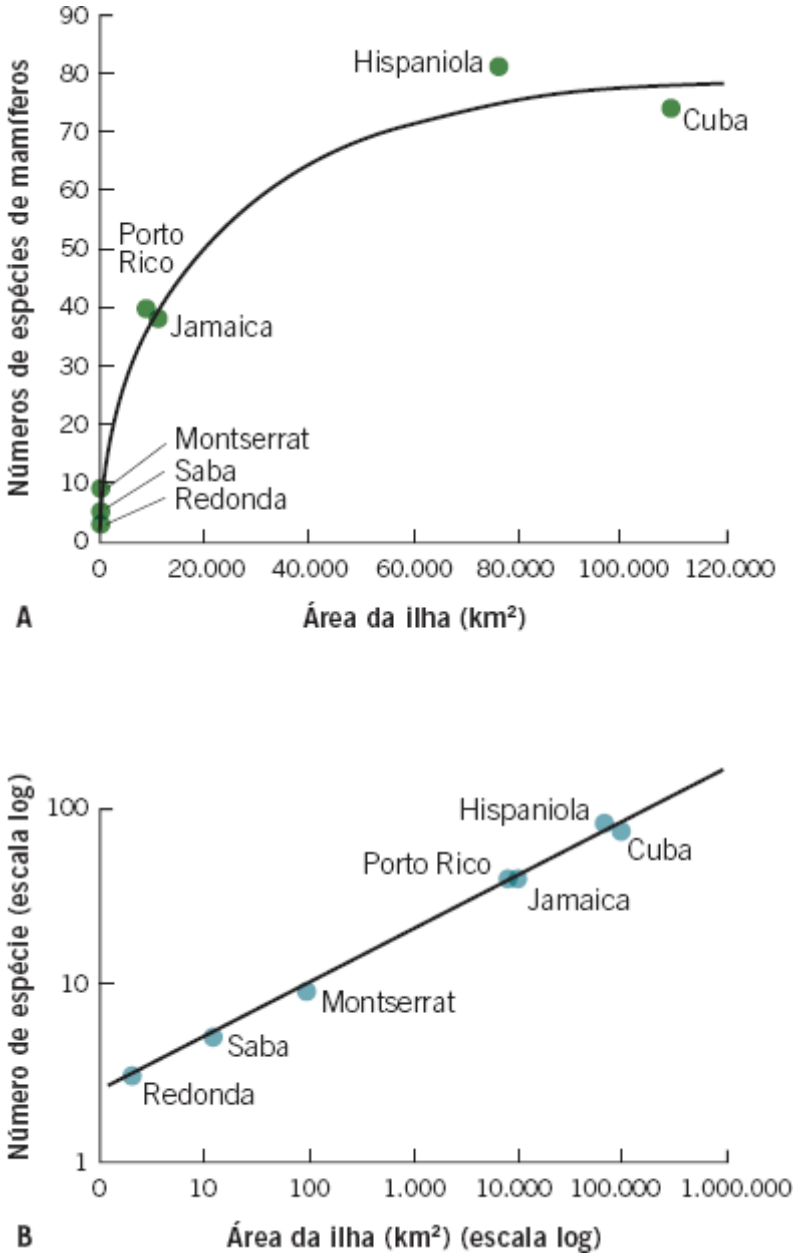


Figura A.4 (Figura 22.4 do texto) **A.** Este gráfico de dispersão mostra o número de espécies de anfíbios e répteis em ilhas de diferentes tamanhos nas Índias Ocidentais. Note que a linha de melhor ajuste é uma curva. **B.** Quando os mesmos dados são plotados em uma escala log, a linha de melhor ajuste é uma linha reta.

A Figura A.6 é um exemplo de um gráfico linear mostrando medidas ao longo do espaço. Nesse exemplo, os cientistas testaram amostras de solo para concentração de cromo à medida que caminhavam de um tipo de solo em direção a outro tipo. Quando se aproximavam do solo serpentino, caracterizado por altas concentrações de metais pesados, a concentração de cromo aumentava fortemente.

Quando um gráfico inclui pontos com uma variação de valores muito grande, o tamanho do gráfico pode se tornar um problema. Para evitar que o gráfico fique muito grande, podemos usar uma quebra no eixo, como mostrado na Figura A.7. Nesta figura, estamos examinando o declínio na população das galinhas de pradaria em Illinois da década de 1860 até a década 1990. Note a marca dupla entre 25.000 e 12 milhões no eixo *y* e na linha que conecta os pontos de dados. Isso indica uma interrupção na escala. Como é possível ver, o eixo *y* inicialmente aumenta de 0 até 20 mil aves; no entanto, após a marca dupla, a escala salta para 12 milhões (note que o eixo está em unidades de milhares de aves). A marca dupla indica que nós estamos condensando a parte do meio do eixo *y*. Inserir uma quebra de eixo é especialmente útil quando queremos nos focalizar em como os dados mudam após aquela marca. Na Figura A.7, não há pontos de dados entre 25 mil e 12 milhões, e assim podemos comprimir o eixo *y* nesse intervalo para ver melhor a variação no tamanho da população ao longo do tempo.

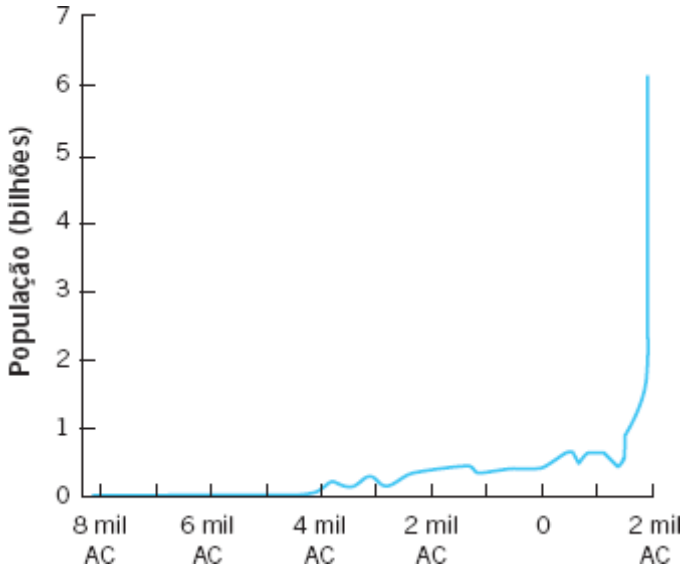


Figura A.5 (Figura 12.1 do texto) Este gráfico linear mostra o crescimento da população com o tempo conectando uma série de muitos pontos de dados.

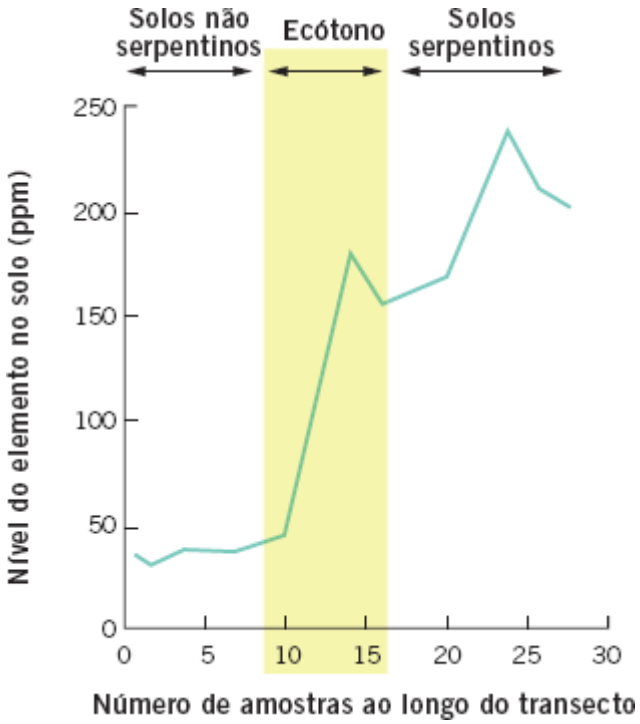


Figura A.6 (Figura 18.5 do texto) Este gráfico linear mostra pontos medidos através do espaço. Ele reflete as mudanças nas concentrações de cromo no solo à medida que os pesquisadores se moviam de solos não serpentinos para solos serpentinos.

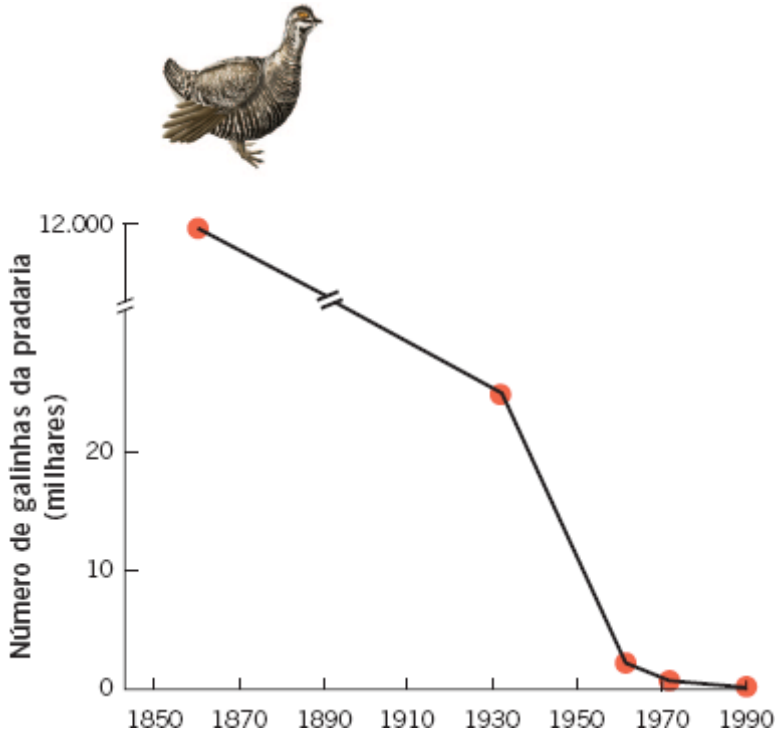


Figura A.7 (Figura 7.7 do texto) Este gráfico linear ilustra o declínio da população das galinhas de pradaria ao longo do tempo em Illinois. Como há diferença muito grande no tamanho da população entre 1860 e 1930, os pesquisadores inseriram uma quebra no eixo *y* e uma quebra correspondente na linha conectando os pontos dos dados, para possibilitar uma figura comprimida que representa um intervalo amplo de valores no eixo *y*.

Os gráficos lineares podem também ilustrar como diferentes variáveis mudam com o tempo. Quando duas variáveis contêm unidades diferentes ou um intervalo de diferentes valores, podemos usar dois eixos *y*. Por exemplo, a Figura A.8 apresenta dados sobre as mudanças nos tamanhos das populações de dois animais diferentes na ilha Royale nos anos de 1955 até 2011. O eixo *y* à esquerda representa os tamanhos da população dos lobos, enquanto o eixo *y* à direita representa as mudanças na população dos alces durante o mesmo período de tempo.

GRÁFICOS DE BARRA

Um *gráfico de barra* plota valores numéricos que vêm de diferentes categorias. Por exemplo, os pesquisadores conduziram um experimento sobre uma espécie de ave conhecida como pega-rabuda, que tipicamente deposita sete ovos. Os pesquisadores manipularam o número de ovos em um ninho, seja adicionando um ou dois ovos ou retirando um ou dois ovos. Eles então esperavam para ver quantos ovos eclodiam com bastante sucesso para deixar o ninho como emplumados. Os resultados desses experimentos estão ilustrados na Figura A.9. Como podemos ver na figura, os pesquisadores usaram números de ovos como categorias ao longo do eixo *x*, e então plotaram o número de filhotes que sobreviveram até ficarem emplumados, representado pelo eixo *y*.

Um gráfico de barra é usado com frequência para mostrar os valores médios com base em observações múltiplas. Nesses casos, os cientistas geralmente gostam de mostrar a quantidade de variação nos dados que constituem cada um dos valores médios. Podemos fazer isso adicionando *barras de erro* a um gráfico de barras. Como exemplo, os pesquisadores que estavam interessados nos efeitos das medidas de endogamia mediram o número de ovos que os caracóis depositavam quando eles tinham parceiros disponíveis, comparando com o momento quando eles não tinham parceiros disponíveis. Como eles mediram os ovos depositados por diversos tipos diferentes de caracóis em cada categoria, eles criaram um gráfico, mostrado na Figura A.10, que ilustra o número médio de ovos depositados. Como também queriam informar o tamanho da variação nos ovos depositados por esses indivíduos diferentes, também incluíram barras de erro para cada média; nesse caso, as barras de erro representam o erro padrão da média.

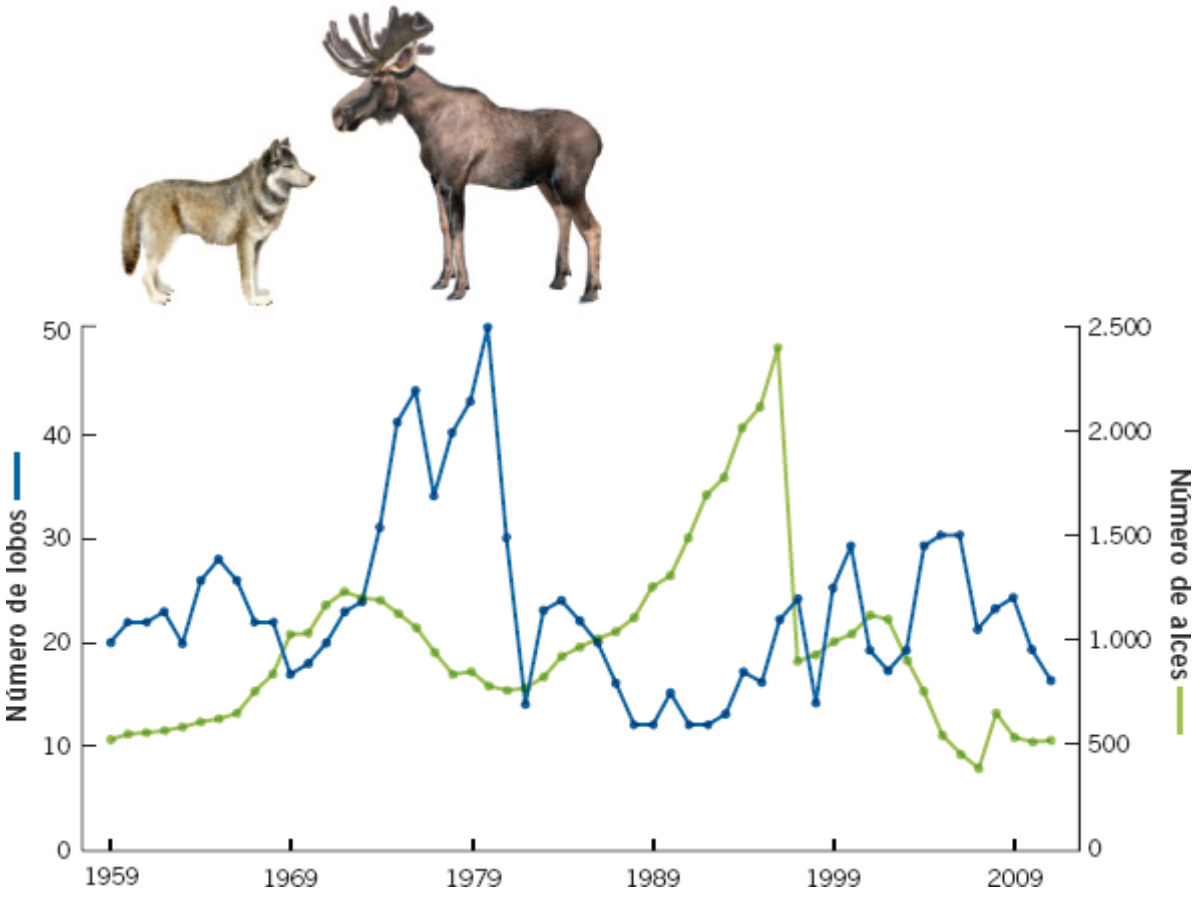


Figura A.8 (Figura 13.6 do texto) Para ilustrar mudanças nos tamanhos das populações de lobos e alces ao longo do tempo, pesquisadores usaram um gráfico linear contendo dois eixos *y*. O eixo *y* na esquerda representa o número de lobos e intervalos de 0 a 50. Em contraste, o eixo na direita representa o número de alces e intervalos de 0 a 2.500.

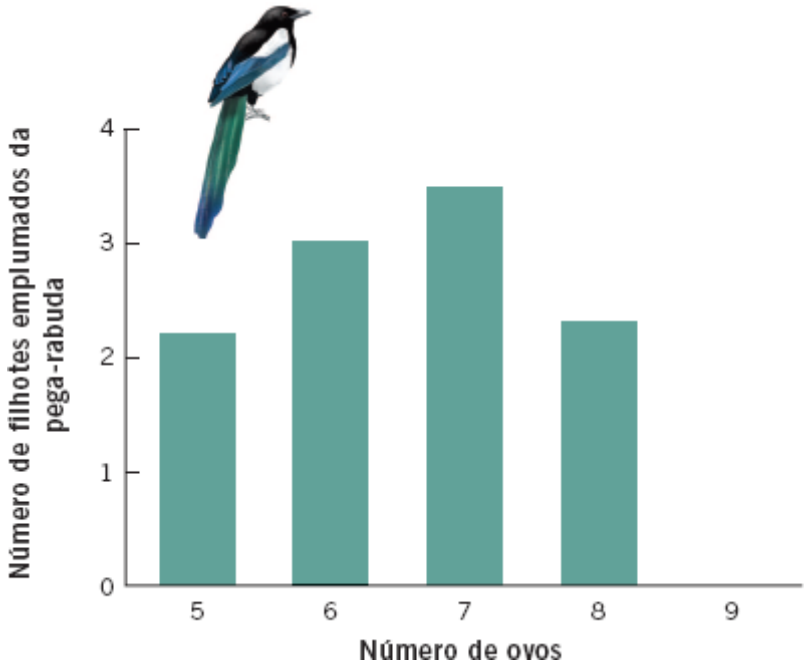


Figura A.9 (Figura 8.4 do texto) Este gráfico de barra mostra a relação entre o número de ovos nos ninhos da pega-rabuda, plotados no eixo *x*, e o número de filhotes que deixam o ninho como emplumados plotados no eixo *y*.

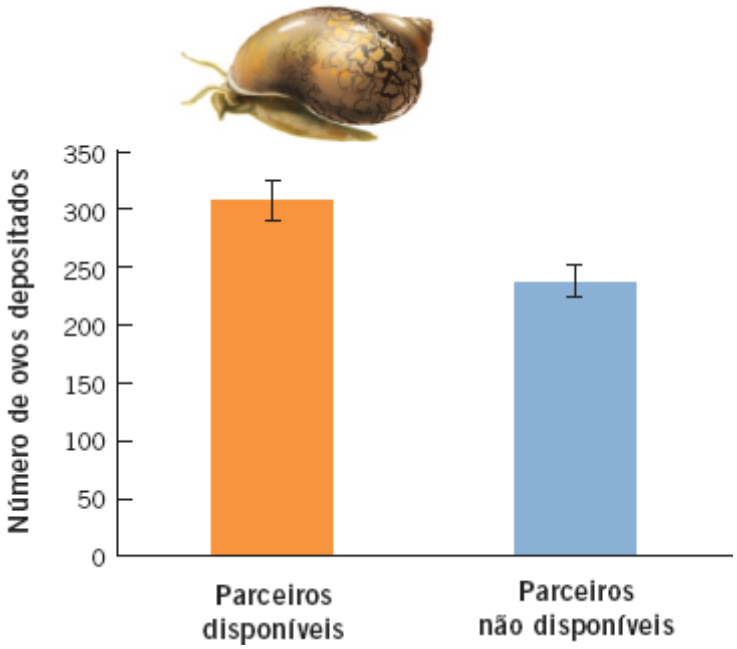


Figura A.10 (Figura 4.8 do texto) Este gráfico de barras mostra o número de ovos produzidos por caracóis com parceiros disponíveis ou não. Neste estudo, os pesquisadores adicionaram barras de erro para informar a variação dos ovos sendo depositados entre os indivíduos. As barras de erro são erros padrão.

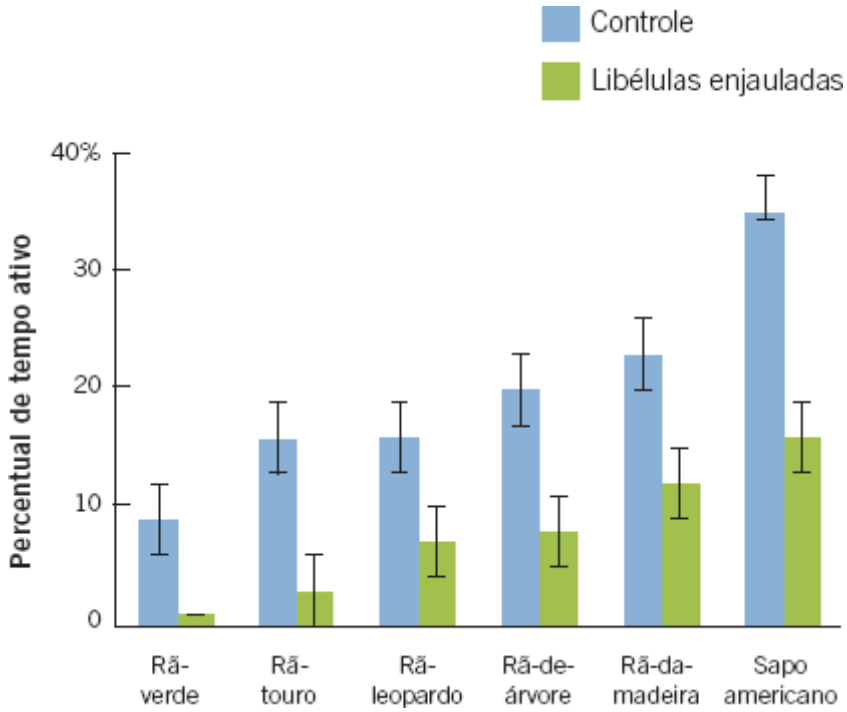


Figura A.11 (Figura 14.15 do texto) Este gráfico de barras mostra a atividade de seis espécies de girinos, cada um subdividido em duas categorias: girinos criados sem predadores ou girinos criados na presença de um predador engaiolado. As barras de erro são erros padrão.

A Figura A.11 mostra um exemplo de um gráfico de barra que apresenta dois conjuntos de dados para cada categoria. Nesse exemplo, os pesquisadores mediram a atividade de seis espécies de girino. Eles fizeram essas medidas tanto na presença quanto na ausência de predadores. Para incluir toda essa informação, criaram duas categorias para cada uma das seis espécies ao longo do eixo *x*: "controle" ou "predador engaiolado".

Um gráfico de barra é uma ferramenta muito flexível e pode ser alterado de diversas maneiras para acomodar conjuntos de dados de diferentes tamanhos ou até mesmo diversos conjuntos de dados que um pesquisador deseja comparar. Quando esses cientistas mediram a produtividade primária líquida de ecossistemas diferentes, como mostrado na Figura A.12, eles colocaram as categorias (os diversos ecossistemas) no eixo *y* e os valores plotados (a produtividade primária líquida) no eixo *x*. Essa orientação torna fácil acomodar as quantidades relativamente grandes de texto necessário para denominar cada ecossistema.

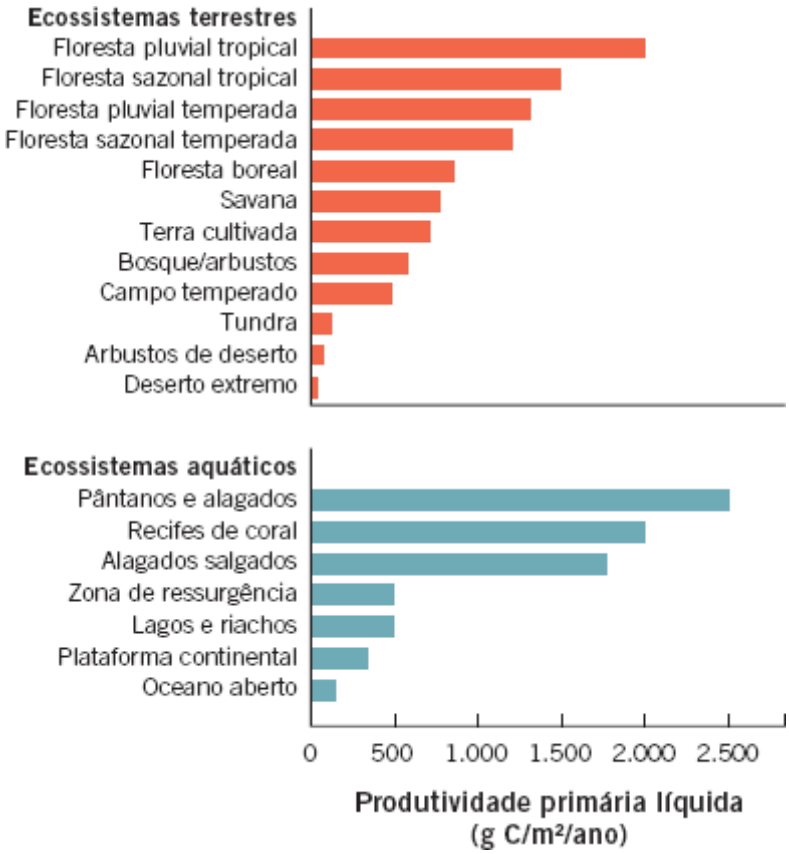


Figura A.12 (Figura 20.7 do texto) Este gráfico de barra mostra a produtividade primária líquida dos ecossistemas de todo o mundo. Neste caso, o gráfico apresenta as categorias no eixo *y* e os valores no eixo *x*.

GRÁFICOS DE PIZZA

Um *gráfico de pizza* é representado por um círculo com pedaços de vários tamanhos, representando categorias dentro da pizza inteira. A pizza inteira representa 100% dos dados e cada pedaço tem o tamanho de acordo com o percentual da pizza que ele representa. Por exemplo, a Figura A.13 mostra o percentual de mamíferos, anfíbios e peixes de todo o mundo que foram classificados como ameaçados, quase ameaçados, ou de menor preocupação do ponto de vista da conservação. Para cada grupo de animais, cada pedaço da pizza representa o percentual de espécies que caem dentro de cada categoria de conservação.

DOIS TIPOS ESPECIAIS DE GRÁFICOS USADOS PELOS ECÓLOGOS

Enquanto os gráficos de dispersão, gráficos lineares, gráficos de barra e gráficos de pizza são usados por muitos tipos diferentes de cientistas, os ecólogos também usam dois tipos de gráficos que não são comuns na maioria dos outros campos da ciência: *diagramas de clima* e *diagramas de estrutura etária*. Embora esses dois tipos de gráficos tenham sido discutidos no texto, nós os fornecemos aqui para revisão.

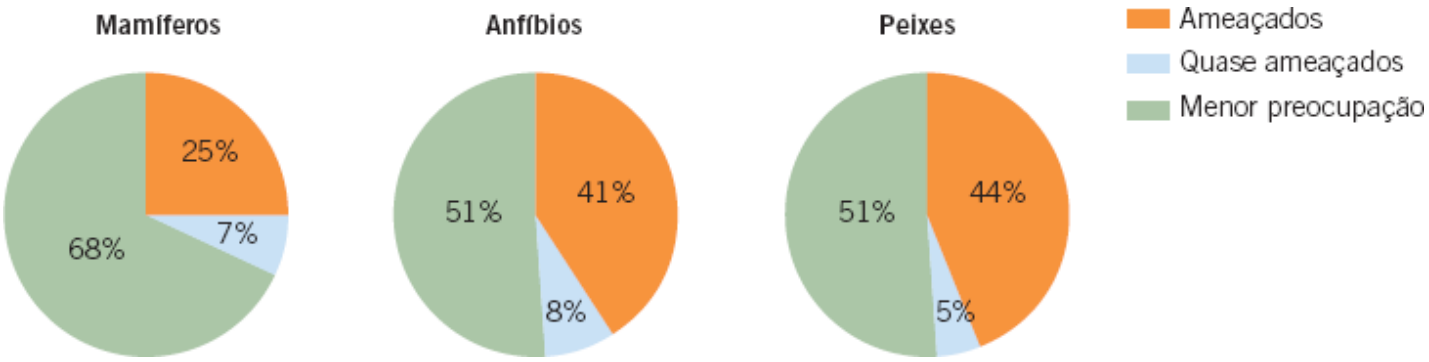


Figura A.13 (Figura 23.5 do texto) Os gráficos de pizza ilustram os percentuais que os diferentes grupos compõem. Neste grupo de gráficos de pizza, vemos o percentual de mamíferos, anfíbios e peixes que caem dentro de três categorias de conservação.

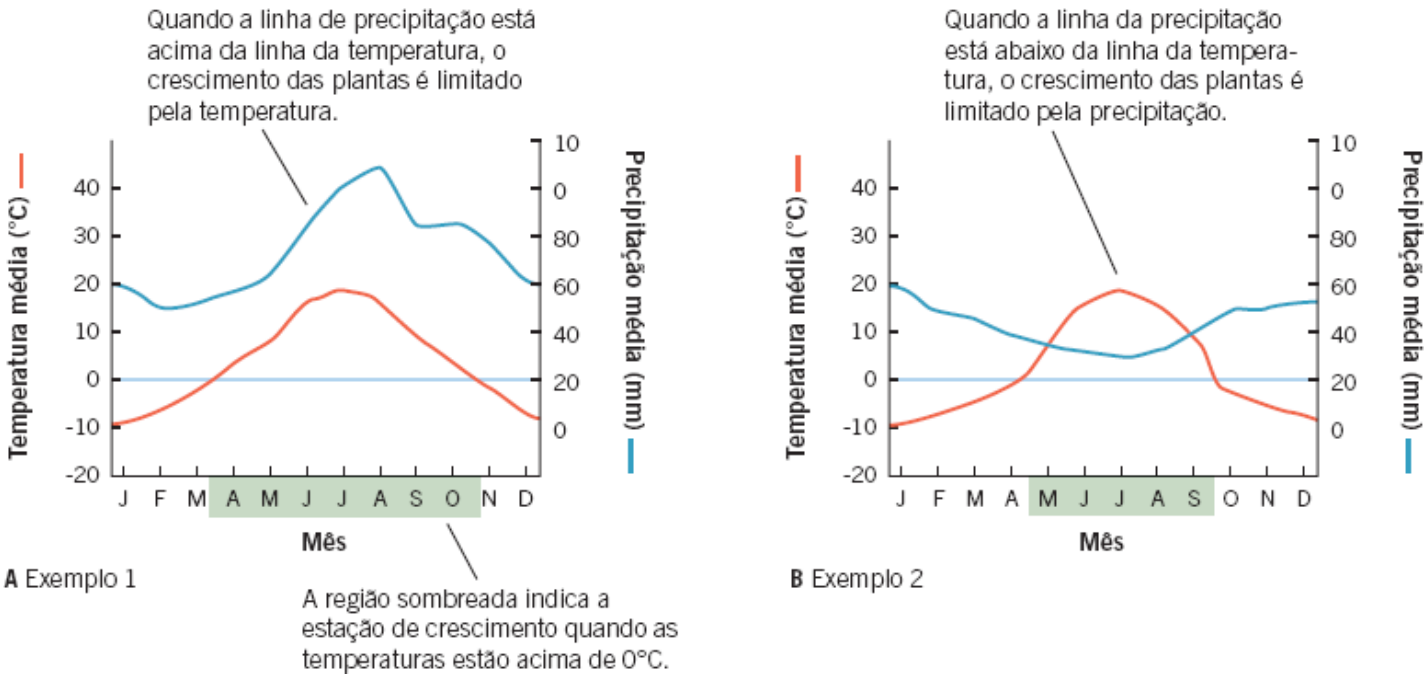


Figura A.14 (Figura 6.4 do texto) Esta figura mostra dois diagramas climáticos hipotéticos. Os diagramas climáticos ilustram padrões de temperatura e precipitação pelo ano todo, o tamanho da estação de crescimento e se o crescimento das plantas está limitado pela temperatura ou pela precipitação.

Diagramas climáticos

Os diagramas climáticos são usados para ilustrar os padrões anuais de temperatura e precipitação que nos ajudam a determinar a produtividade dos biomas na Terra. A Figura A.14 mostra dois biomas hipotéticos. Ao plotar a temperatura média mensal e a precipitação de um bioma, podemos ver como as condições no bioma variam durante um ano típico. Além disso, é possível observar o período de tempo específico quando a temperatura estava quente o bastante para as plantas crescerem. No bioma ilustrado na Figura A.14A, a estação de crescimento indicada pela região sombreada no eixo *x* é de meados de março a meados de outubro. Na Figura A.14B, a estação de crescimento é de meados de abril a meados de setembro.

Além de identificar a estação de crescimento, os diagramas climáticos mostram as relações entre a precipitação, a temperatura e o crescimento das plantas. Na Figura A.14a, a linha de precipitação está acima da linha de temperatura em todos os meses. Isso significa que o suprimento de água excede a demanda, de modo que o crescimento das plantas é mais restringido pela temperatura do que pela precipitação no ano inteiro. Na Figura A.14B, a linha da precipitação intercepta a linha da temperatura. Nesse ponto, a quantidade de precipitação disponível para as plantas fica igual à quantidade de água perdida pelas plantas através da evapotranspiração. Quando a linha da precipitação fica abaixo da linha da temperatura de maio até setembro, a demanda de água excede o suprimento, e o crescimento das plantas será restringido mais pela precipitação que pela temperatura.

Diagramas de estrutura etária

Um diagrama de estrutura etária é uma representação visual da distribuição etária tanto para machos quanto para fêmeas em um país. A Figura A.15 apresenta dois exemplos. Cada barra horizontal do diagrama representa um grupo de idade de 5 anos e o comprimento de cada barra representa o número de machos ou fêmeas naquele grupo etário.

Embora toda nação tenha uma estrutura etária única, podemos agrupar países de maneira bastante ampla em três categorias. A Figura A.15A mostra um país com muito mais pessoas jovens que pessoas idosas. O diagrama de estrutura etária de um país com essa população será no formato de uma pirâmide, com sua parte mais larga embaixo, movendo-se para cima até a parte menor no topo. Os diagramas de estrutura etária com esse formato são típicos de países em desenvolvimento, como a Venezuela e a Índia.

Um país com menos diferenças entre o número de indivíduos nos grupos etários mais jovens e o número nos grupos mais idosos tem um diagrama de estrutura etária que se parece mais com uma coluna. Com menos indivíduos nos grupos mais jovens, podemos deduzir que o país tem pouco ou nenhum crescimento populacional. A Figura A.15B da população dos EUA é semelhante à estrutura etária das populações do Canadá, Austrália, Suécia e muitos outros países desenvolvidos.

Como é possível ver, podemos usar muitos tipos diferentes de gráficos para apresentar os dados obtidos em estudos ecológicos. Isso torna mais fácil ver os padrões nos nossos dados e chegar a uma interpretação correta. Com esse

conhecimento de elaboração de gráficos, você deve estar preparado para interpretar os gráficos existentes no livro e resolver os exercícios gráficos no fim de cada capítulo.

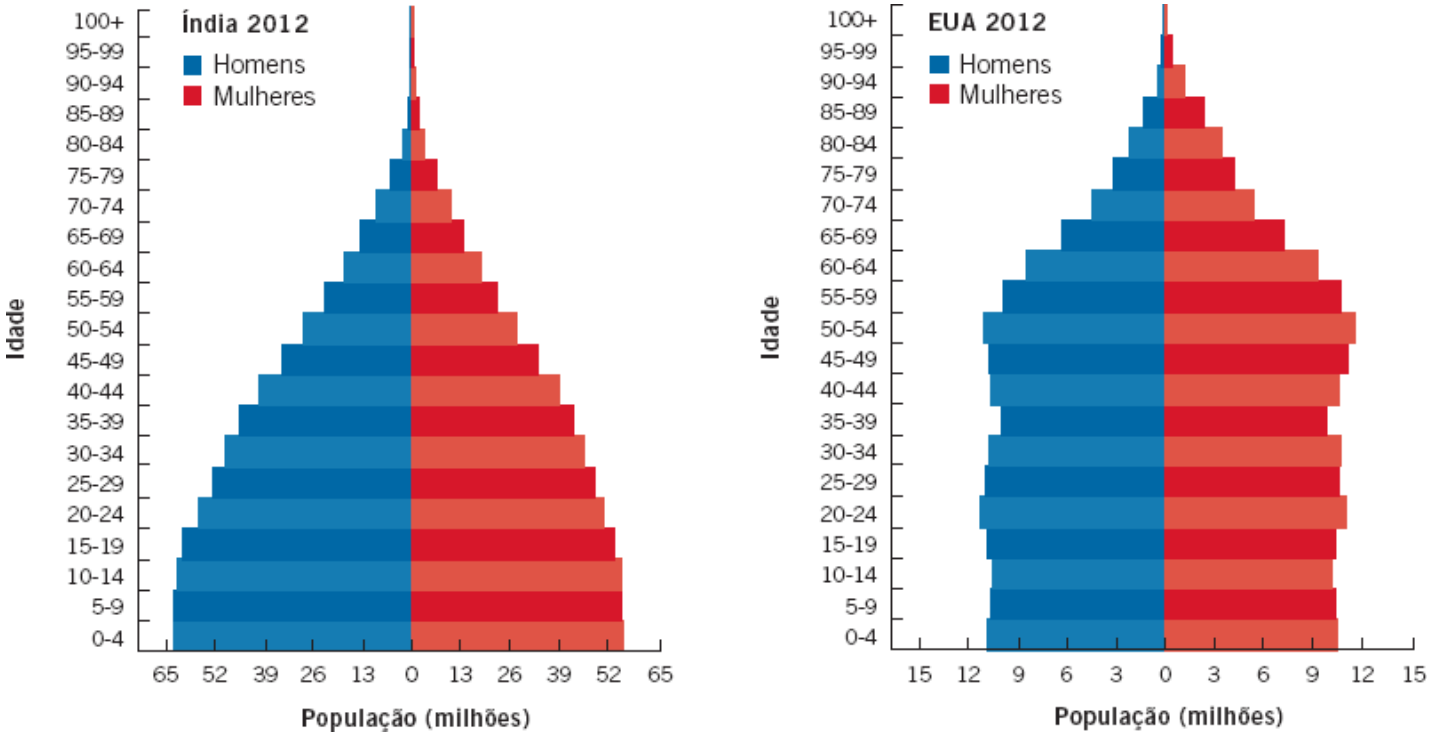


Figura A.15 (Figura 12.18 do texto). Estes diagramas representam a estrutura etária de homens e mulheres na (**A**) Índia e nos (**B**) EUA.

Tabelas Estatísticas

TABELA DE DISTRIBUIÇÃO DO TESTE *T* DE STUDENT

É possível identificar o valor crítico *t* selecionando uma coluna que contém seu nível de probabilidade desejado e, então, selecionar a coluna que tem o grau de liberdade apropriado.

	NÍVEIS DE PROBABILIDADE (*α*)		
GRAUS DE LIBERDADE	**0,1**	**0,05**	**0,01**
1	3,078	6,314	31,821
2	1,886	2,920	6,965
3	1,638	2,353	4,541
4	1,533	2,132	3,747
5	1,476	2,015	3,365
6	1,440	1,943	3,143
7	1,415	1,895	2,998
8	1,397	1,860	2,896
9	1,383	1,833	2,821
10	1,372	1,812	2,764
11	1,363	1,796	2,718
12	1,356	1,782	2,681
13	1,350	1,771	2,650
14	1,345	1,761	2,624
15	1,341	1,753	2,602
16	1,337	1,746	2,583
17	1,333	1,740	2,567
18	1,330	1,734	2,552
19	1,328	1,729	2,539
20	1,325	1,725	2,528

21	1,323	1,721	2,518
22	1,321	1,717	2,508
23	1,319	1,714	2,500
24	1,318	1,711	2,492
25	1,316	1,708	2,485
26	1,315	1,706	2,479
27	1,314	1,703	2,473
28	1,313	1,701	2,467
29	1,311	1,699	2,462
30	1,310	1,697	2,457
60	1,296	1,671	2,390
120	1,289	1,658	2,358
∞	1,282	1,645	2,326

TABELA DE DISTRIBUIÇÃO DO QUI-QUADRADO (χ^2)

É possível identificar o valor crítico χ^2 selecionando uma coluna que contém seu nível de probabilidade desejado e, então, selecionar a coluna que tem o grau de liberdade apropriado.

GRAUS DE LIBERDADE	NÍVEIS DE PROBABILIDADE (a)		
	0,100	0,50	0,010
1	2,706	3,841	6,635
2	4,605	5,991	9,210
3	6,251	7,815	11,345
4	7,779	9,488	13,277
5	9,236	11,071	15,086
6	10,645	12,592	16,812
7	12,017	14,067	18,475
8	13,362	15,507	20,090
9	14,684	16,919	21,666
10	15,987	18,307	23,209

11	17,275	19,675	24,725
12	18,549	21,026	26,217
13	19,812	22,362	27,688
14	21,064	23,685	29,141
15	22,307	24,996	30,578
16	23,542	26,296	32,000
17	24,769	27,587	33,409
18	25,989	28,869	34,805
19	27,204	30,144	36,191
20	28,412	31,410	37,566
21	29,615	32,671	38,932
22	30,812	33,924	40,289
23	32,007	35,172	41,638
24	33,196	36,415	42,980
25	34,382	37,652	44,314
26	35,563	38,885	45,642
27	36,741	40,113	46,963
28	37,916	41,337	48,278
29	39,087	42,557	49,588
30	40,256	43,773	50,892

TABELA DE DISTRIBUIÇÃO Z

Para determinar se um valor *Z* é significante, comece selecionando a coluna que representa os primeiros dígitos do seu teste estatístico *Z* calculado e, então, selecione a coluna que representa o terceiro dígito do seu teste *Z* estatístico calculado. Isso lhe fornece um valor de probabilidade. Subtraindo essa probabilidade de 1, você pode determinar o valor *α*.

Z	0,00	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09
0,0	0,500	0,504	0,508	0,512	0,516	0,520	0,524	0,528	0,532	0,536
0,1	0,540	0,544	0,548	0,552	0,556	0,560	0,564	0,568	0,571	0,575
0,2	0,579	0,583	0,587	0,591	0,595	0,599	0,603	0,606	0,610	0,614

0,3	0,618	0,622	0,626	0,629	0,633	0,637	0,641	0,644	0,648	0,652
0,4	0,655	0,659	0,663	0,666	0,670	0,674	0,677	0,681	0,684	0,688
0,5	0,692	0,695	0,699	0,702	0,705	0,709	0,712	0,716	0,719	0,722
0,6	0,726	0,729	0,732	0,736	0,739	0,742	0,745	0,749	0,752	0,755
0,7	0,758	0,761	0,764	0,767	0,770	0,773	0,776	0,779	0,782	0,785
0,8	0,788	0,791	0,794	0,797	0,800	0,802	0,805	0,808	0,811	0,813
0,9	0,816	0,819	0,821	0,824	0,826	0,829	0,832	0,834	0,837	0,839
1,0	0,841	0,844	0,846	0,849	0,851	0,853	0,855	0,858	0,860	0,862
1,1	0,864	0,867	0,869	0,871	0,873	0,875	0,877	0,879	0,881	0,883
1,2	0,885	0,887	0,889	0,891	0,893	0,894	0,896	0,898	0,900	0,902
1,3	0,903	0,905	0,907	0,908	0,910	0,912	0,913	0,915	0,916	0,918
1,4	0,919	0,921	0,922	0,924	0,925	0,927	0,928	0,929	0,931	0,932
1,5	0,933	0,935	0,936	0,937	0,938	0,939	0,941	0,942	0,943	0,944
1,6	0,945	0,946	0,947	0,948	0,950	0,951	0,952	0,953	0,954	0,955
1,7	0,955	0,956	0,957	0,958	0,959	0,960	0,961	0,962	0,963	0,963
1,8	0,964	0,965	0,966	0,966	0,967	0,968	0,969	0,969	0,970	0,971
1,9	0,971	0,972	0,973	0,973	0,974	0,974	0,975	0,976	0,976	0,977
2,0	0,977	0,978	0,978	0,979	0,979	0,980	0,980	0,981	0,981	0,982
2,1	0,982	0,983	0,983	0,983	0,984	0,984	0,985	0,985	0,985	0,986
2,2	0,986	0,986	0,987	0,987	0,988	0,988	0,988	0,988	0,989	0,989
2,3	0,989	0,990	0,990	0,990	0,990	0,991	0,991	0,991	0,991	0,992
2,4	0,992	0,992	0,992	0,993	0,993	0,993	0,993	0,993	0,993	0,994
2,5	0,994	0,994	0,994	0,994	0,995	0,995	0,995	0,995	0,995	0,995
2,6	0,995	0,996	0,996	0,996	0,996	0,996	0,996	0,996	0,996	0,996
2,7	0,997	0,997	0,997	0,997	0,997	0,997	0,997	0,997	0,997	0,997
2,8	0,997	0,998	0,998	0,998	0,998	0,998	0,998	0,998	0,998	0,998
2,9	0,998	0,998	0,998	0,998	0,998	0,998	0,999	0,999	0,999	0,999

3,0	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999
3,1	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999
3,2	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	1,000	1,000	1,000
3,3	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Respostas de "Análise de Dados em Ecologia" e "Representação dos Dados"

Capítulo 1

Análise de dados em ecologia

Abundância de insetos em árvores não teladas:

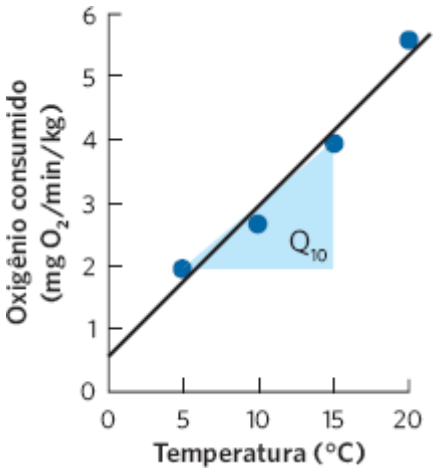
Médias = 3,0
Variância = 1,0

Capítulo 2

Análise de dados em ecologia

Desvio padrão da média = 7,0
Erro padrão da média = 3,1

Representação dos dados



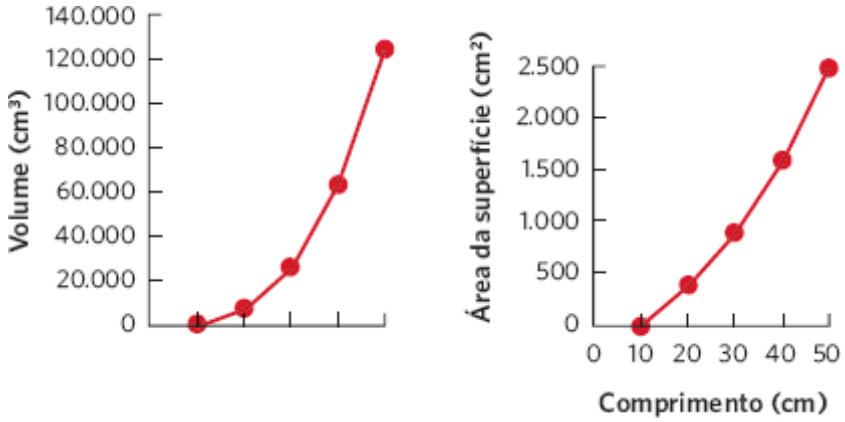
Com base nos dados, o valor de Q_{10} entre 5°C e 15°C é 2,0.

Capítulo 3

Análise de dados em ecologia

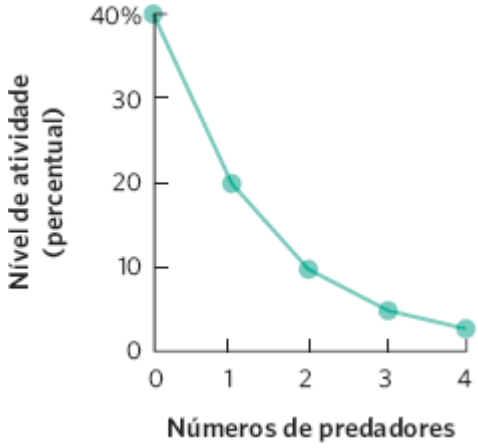
Cada um dos três tratamentos de solo seria considerado uma variável de classe, porque cairiam em classes distintas. Por outro lado, se nós tivermos considerado os três tratamentos como 100% de areia, 70% de areia e 40% de areia, então teríamos uma variável contínua.

Representação dos dados



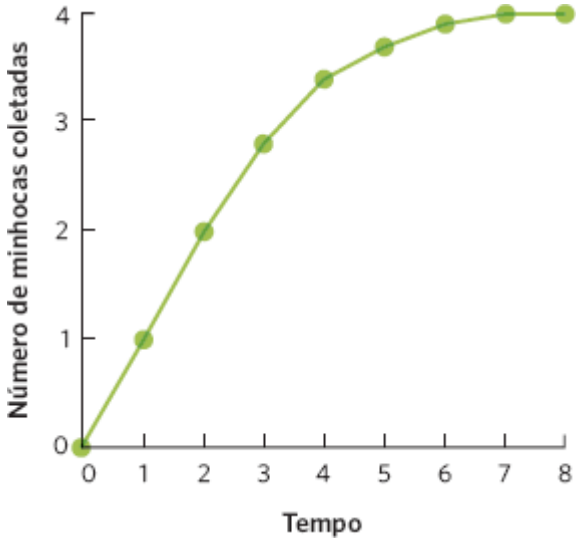
Capítulo 4

Análise de dados em ecologia



a. É uma correlação negativa.
b. É curvilínea.

Representação dos dados



Os dados representam uma correlação e também causação, porque um tempo aumentado possibilita que as aves coletem um número maior de minhocas.

Capítulo 5

Análise de dados em ecologia

Dada a seguinte equação:

Temperatura = –1,2 × Latitude + 43

Na latitude de 10 graus, a temperatura média em janeiro é

Temperatura = –1,2 × 10 + 43 = 31°C

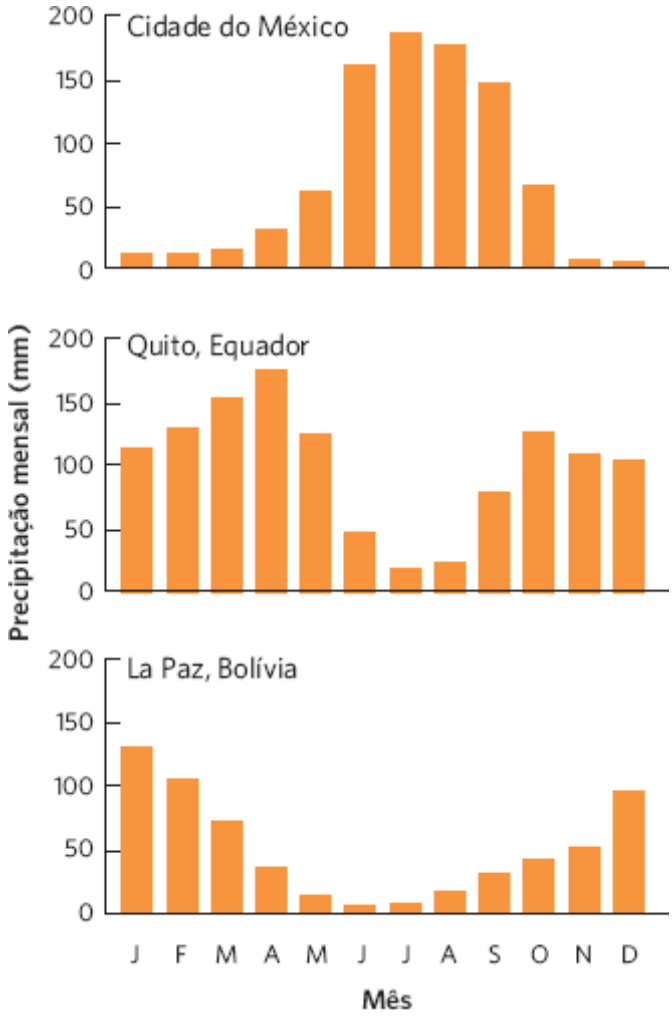
Na latitude de 20 graus, a temperatura média em janeiro é

Temperatura = –1,2 × 20 + 43 = 19°C

Na latitude de 30 graus, a temperatura média em janeiro é

Temperatura = –1,2 × 30 + 43 = 7°C

Representação dos dados



a. A cidade do México e La Paz têm um único pico de precipitação enquanto Quito tem dois picos de precipitação.

b. O pico de precipitação ocorre quando a ZCIT passa acima. Por causa das latitudes diferentes das três cidades, ZCIT passa sobre a cidade do México e La Paz uma vez por ano, mas sobre Quito duas vezes por ano.

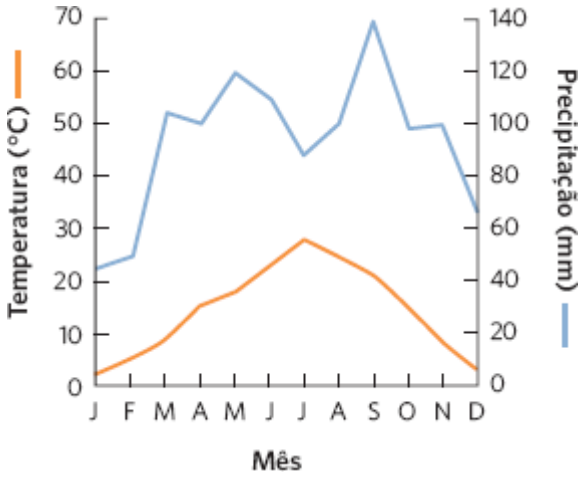
Capítulo 6

Análise de dados em ecologia

Média = 15,6
Mediana = 17
Moda = 17

Os valores diferem porque a média mede a tendência central dos dados calculando o valor médio, enquanto a mediana ordena os dados e usa o ponto médio dos dados; a moda usa o valor de ocorrência mais comum.

Representação dos dados



Capítulo 7

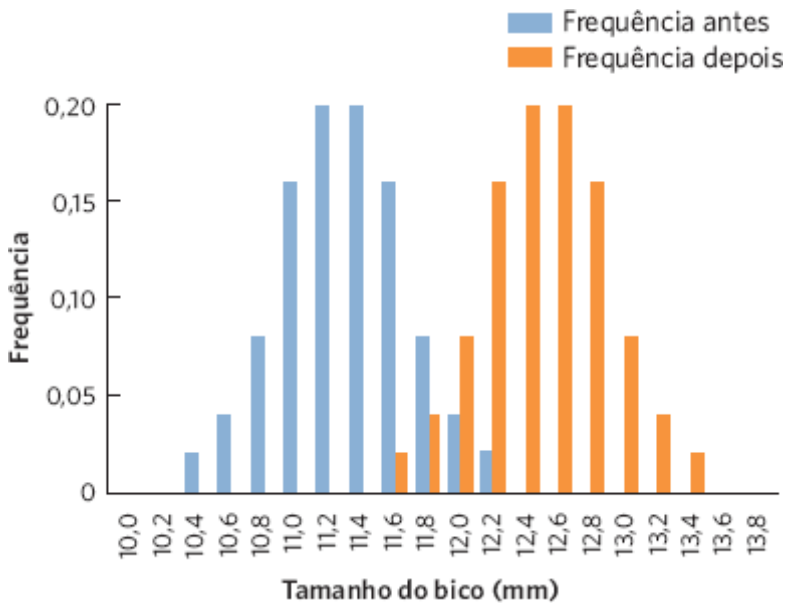
Análise de dados em ecologia

Para determinar a resposta à seleção (R), multiplicamos a força de seleção sobre o atributo (S) e a herdabilidade do atributo (h^2).

S	h^2	R
0,5	0,7	0,35
1	0,7	0,7
1,5	0,7	1,05
2	0,9	1,8
2	0,6	1,2
2	0,3	0,6
2	0	0

Com base nos resultados anteriores, as respostas à seleção (R) são maiores sempre que a aumentar força de seleção ou a herdabilidade do atributo.

Representação dos dados



Podemos determinar o tamanho médio do bico antes ou depois da seleção, multiplicando cada tamanho de bico por sua frequência e, então, tomando a soma desses produtos.

Tamanho médio do bico antes da seleção = 11,3 mm
Tamanho médio do bico após a seleção = 12,5 mm

Como o tamanho médio do bico aumentou após a seleção, este conjunto de dados é um exemplo de seleção direcional.

Capítulo 8

Análise de dados em ecologia

Para a população A:

$$R^2 = 1 - \left(\frac{(21-20)^2+(19-20)^2+(13-12)^2+(11-12)^2+(5-4)^2+(3-4)^2}{(21-12)^2+(19-12)^2+(13-12)^2+(11-12)^2+(5-12)^2+(3-12)^2} \right) =$$

$$1 - \left(\frac{6}{262} \right) = 0{,}98$$

Para a população B:

$$R^2 = 1 - \left(\frac{(22-20)^2+(18-20)^2+(14-12)^2+(10-12)^2+(6-4)^2+(2-4)^2}{(22-12)^2+(18-12)^2+(14-12)^2+(10-12)^2+(6-12)^2+(2-12)^2} \right) =$$

$$1 - \left(\frac{24}{280} \right) = 0{,}91$$

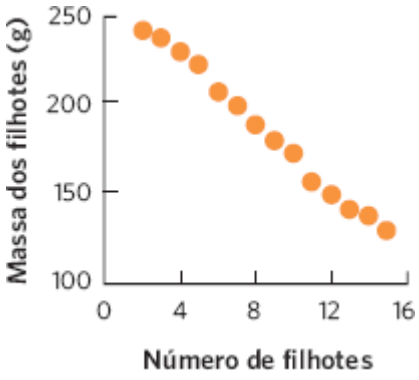
Para a população C:

$$R^2 = 1 - \left(\frac{(24-20)^2+(16-20)^2+(16-12)^2+(8-12)^2+(7-4)^2+(1-4)^2}{(24-12)^2+(16-12)^2+(16-12)^2+(8-12)^2+(7-12)^2+(1-12)^2} \right) =$$

$$1 - \left(\frac{82}{338} \right) = 0{,}76$$

Em razão do maior coeficiente de determinação, a População A proporciona uma confiança maior de que existe uma relação negativa entre o tamanho de semente e o número de sementes.

Representação dos dados



Os lagartos que produzem um grande número de ovos o fazem através da produção de ovos menores.

Capítulo 9

Análise de dados em ecologia

Se há quatro machos para cinco fêmeas:

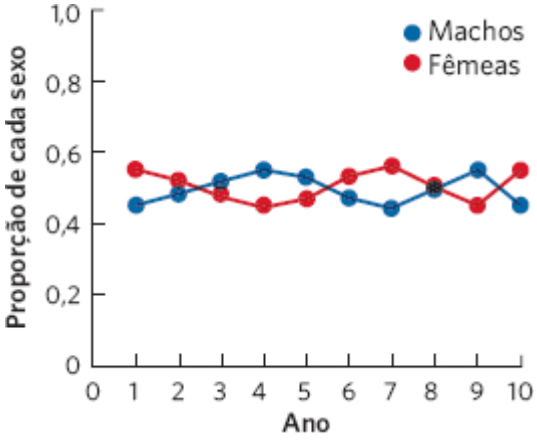
Aptidão média do macho = 10 cópias de genes ÷ 4 machos = 2,5 cópias de genes/macho
Aptidão média da fêmea = 10 cópias de genes 4 = fêmeas = 2,0 cópias de genes/fêmea

Se há seis machos para cinco fêmeas:

Aptidão média do macho = 10 cópias de genes ÷ 6 machos = 1,7 cópia de genes/macho
Aptidão média da fêmea = 10 cópias de genes ÷ 5 fêmeas = 2,0 cópias de genes/fêmea

A longo prazo, se ambos os sexos se tornarem raros, ele terá maior aptidão, que posteriormente fará com que ele se torne mais comum. A longo prazo, este processo favorecerá uma razão sexual igual.

Representação dos dados



Sempre que um dos sexos se torna raro, ele se torna mais comum em seguida. A longo prazo, tendemos a equalizar a razão sexual.

Capítulo 10

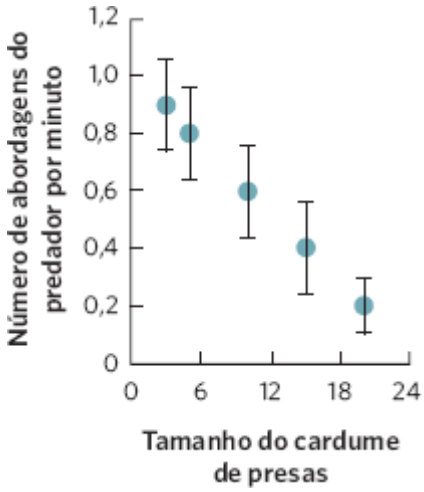
Análise de dados em ecologia

Se a aptidão que os ajudantes primários fornecem a seus pais cair para 1,0, suas aptidões indiretas caem para 0,32 e suas aptidões inclusivas caem para 0,73. Nesse cenário, a estratégia do ajudante secundário seria a mais favorecida pela seleção natural.

	ANO 1		ANO 2		
PAPEL DO MACHO	**B_1 r_1**	**APTIDÃO INDIRETA**	**B_2 r_2 P_{SM}**	**APTIDÃO DIRETA**	**APTIDÃO INCLUSIVA**
Ajudante primário	$1{,}0 \times 0{,}32 = 0{,}32$		$2{,}5 \times 0{,}5 \times 0{,}32 = 0{,}41$		$0{,}32 + 0{,}41 = 0{,}73$
Ajudante secundário	$1{,}3 \times 0{,}00 = 0{,}00$		$2{,}5 \times 0{,}5 \times 0{,}67 = 0{,}84$		$0{,}00 + 0{,}84 = 0{,}84$
Tardio	$0{,}0 \times 0{,}00 = 0{,}00$		$2{,}5 \times 0{,}5 \times 0{,}23 = 0{,}29$		$0{,}00 + 0{,}29 \times 0{,}29$

Representação dos dados

	TAMANHO DO CARDUME				
Teste	3	5	10	15	20
1	0,9	0,7	0,4	0,4	0,1
2	0,8	0,8	0,5	0,5	0,1
3	0,7	0,9	0,6	0,3	0,2
4	1,1	0,6	0,8	0,2	0,3
5	1,0	1,0	0,7	0,6	0,3
Média	0,90	0,80	0,60	0,40	0,20
Desvio padrão	0,16	0,16	0,16	0,16	0,10



À medida que o tamanho do cardume de presas aumenta, há um declínio no número de vezes que o predador se aproxima.

Capítulo 11

Análise de dados em ecologia

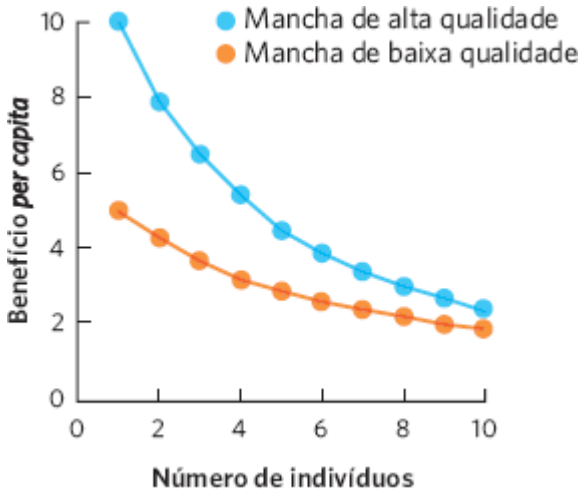
Dadas as equações:

$N = M \times C \div R$
$N = 20 \times 48 \div 24$
$N = 40$

Como esses 40 lagostins foram encontrados em uma área de 300 m^2 de um riacho, a densidade dos lagostins pode ser calculada como:

$40 \text{ lagostins} \div 300 \text{ m}^2 = 0{,}13 \text{ lagostim/m}^2$

Representação dos dados



Uma vez que quatro indivíduos chegaram à mancha de alta qualidade, o próximo indivíduo a chegar receberia um benefício *per capita* maior, movendo-se para a mancha de baixa qualidade.

Se há 12 indivíduos, todos os indivíduos ganhariam um benefício *per capita* maior se oito indivíduos permanecessem na mancha de alta qualidade e quatro indivíduos se movessem para a mancha de baixa qualidade.

Capítulo 12

Análise de dados em ecologia

IDADE (x)	TAXA DE SOBREVI-VÊNCIA (n_x)	SOBREVI-VÊNCIA TOTAL (l_x)	FECUNDIDADE (b_x)	$(l_x) \times (b_x)$	$(x) \times (l_x) \times (b_x)$

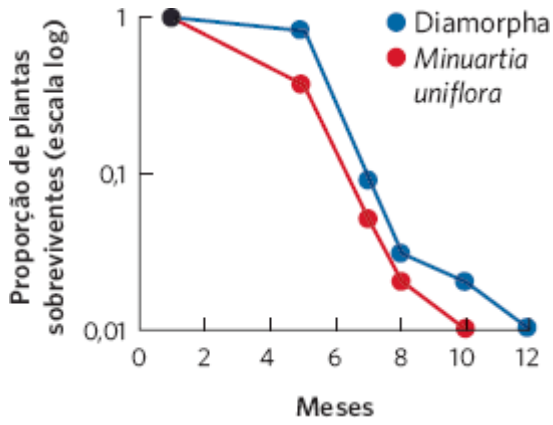
0	530	1,000	0,05	0,05	0,00
1	134	0,253	1,28	0,32	0,32
2	56	0,116	2,28	0,26	0,53
3	39	0,089	2,28	0,20	0,61
4	23	0,058	2,28	0,13	0,53
5	12	0,039	2,28	0,09	0,44
6	5	0,025	2,28	0,06	0,34
7	2	0,022	2,28	0,05	0,35

Taxa reprodutiva líquida $(R_0) = \sum l_x b_x = 1{,}17$

Tempo de geração $(T) = \frac{\Sigma x l_x b_x}{\Sigma l_x b_x} = \frac{3{,}13}{1{,}17} = 2{,}7$ anos

Taxa de aumento intrínseco $(\lambda_a) = R_0^{\frac{1}{T}} = 1{,}17^{\frac{1}{2{,}7}} = 1{,}06$

Representação dos dados



Capítulo 13

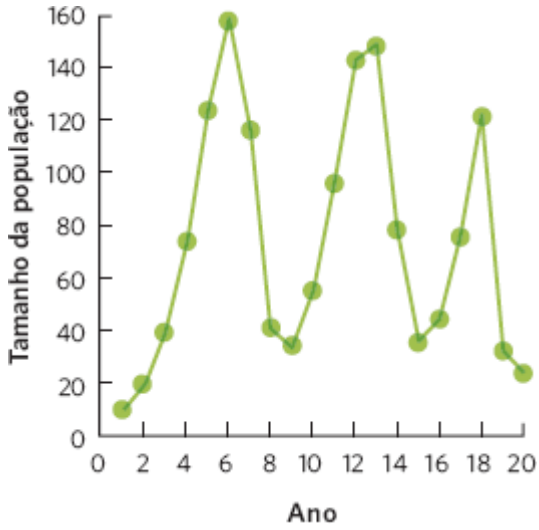
Análise de dados em ecologia

O tamanho das populações do ano 1 até o ano 15 são como se segue:

ANO	MUDANÇA NO TAMANHODA POPULAÇÃO	TAMANHO TOTALDA POPULAÇÃO
1		10,0
2	10,0	20,0
3	19,8	39,8
4	35,0	74,8
5	49,5	124,4
6	34,4	158,8

7	−42,6	116,2
8	−75,2	41,0
9	−7,3	33,7
10	21,9	55,6
11	40,5	96,1
12	47,0	143,1
13	6,2	149,2
14	−70,7	78,5
15	−42,5	36,0

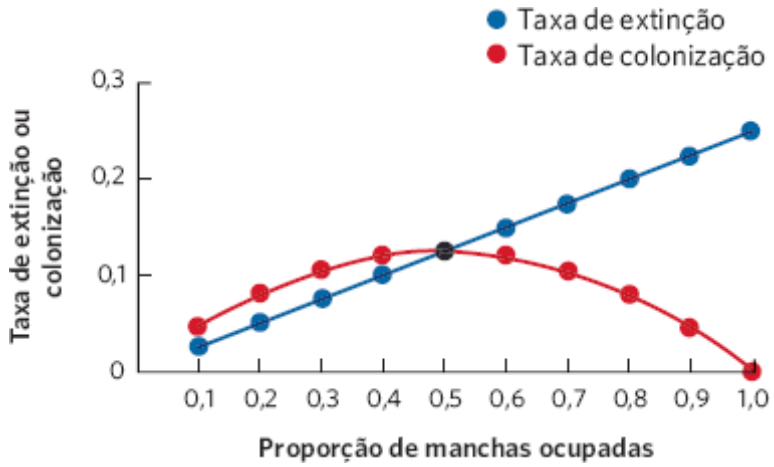
Dado que o produto $rT = 1{,}1 \times 1 = 1{,}1$, esperaríamos que a população sofresse alterações amortecidas, o que pode ser confirmado pelos dados plotados.



Representação dos dados

PROPORÇÃO DE MANCHAS OCUPADAS *p*	PROBABILIDADE DE EXTENSÃO *e*	TAXA DE EXTINÇÃO $e \times p$	PROBABILIDADE DE COLONIZAÇÃO *c*	TAXA DE COLONIZAÇÃO $(c \times p) \times 1\text{-}p$
0,1	0,25	0,025	0,5	0,045
0,2	0,25	0,050	0,5	0,080
0,3	0,25	0,075	0,5	0,105
0,4	0,25	0,100	0,5	0,120
0,5	0,25	0,125	0,5	0,125
0,6	0,25	0,150	0,5	0,120

0,7	0,25	0,175	0,5	0,105
0,8	0,25	0,200	0,5	0,080
0,9	0,25	0,225	0,5	0,045
1	0,25	0,250	0,5	0



Para esses dados, as taxas de extinção e colonização chegam a um equilíbrio em que as duas linhas se encontram quando a proporção de manchas ocupadas é 0,5. Isso pode também ser calculado usando a equação de equilíbrio:

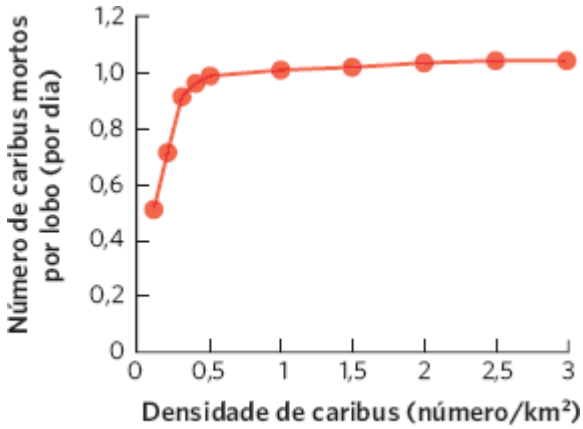
$$\hat{p} = 1 - \frac{e}{c} = 1 - \frac{0{,}25}{0{,}50} = 0{,}5$$

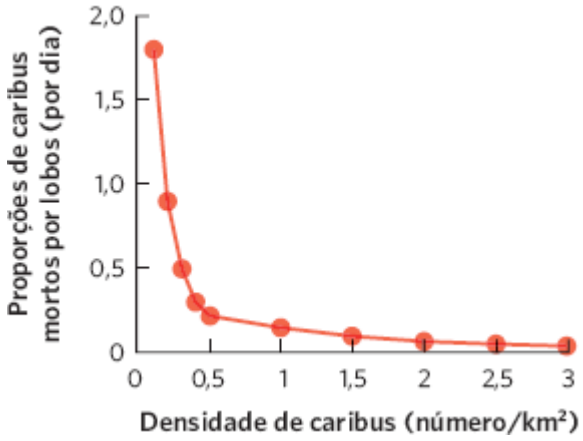
Capítulo 14

Análise de dados em ecologia

Quando amostramos repetidamente as duas distribuições, podemos concluir que elas são significativamente diferentes se as duas médias não se sobrepuserem por 95% do tempo. Isso aconteceria quando as duas distribuições estiverem separadas de cerca de dois desvios padrão uma da outra.

Representação dos dados





Como o número de caribus mortos por lobos diminui gradualmente à medida que a densidade de caribus aumenta, a maioria dos lobos segue mais uma resposta funcional do tipo II.

Capítulo 15

Análise de dados em ecologia

Para calcular o valor *t*:

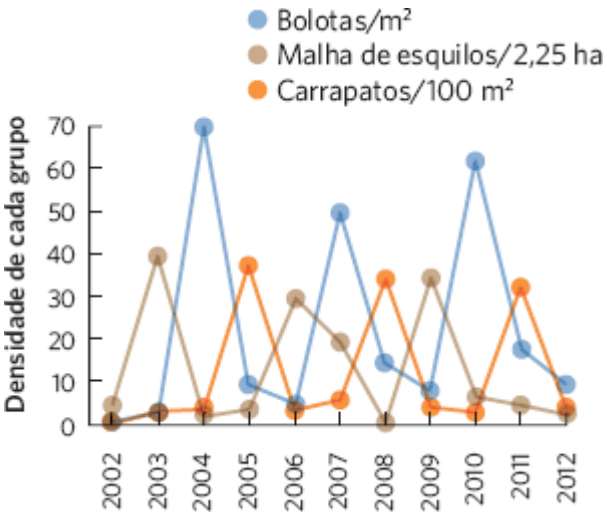
$$t = \frac{\overline{X}_1 - \overline{X}_2}{\sqrt{\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}}} = \frac{10 - 5}{\sqrt{\frac{4}{8} + \frac{4}{8}}} = \frac{5}{\sqrt{1}} = 5$$

Para calcular os graus de liberdade:

Graus de liberdade = 8 + 8 – 2 = 14

Com base na tabela estatística para um teste *t* (veja, no Apêndice, Tabelas Estatísticas), o valor crítico de *t* para 14 graus de liberdade e um valor alfa de 0,05 é 2,1. Como nosso valor *t* excede o valor crítico da tabela, concluímos que as duas médias são significativamente diferentes.

Representação dos dados



Com base no gráfico, pode-se ver que o pico de densidade das bolotas é seguido 1 ano mais tarde pelo pico de esquilos e 2 anos mais tarde pelo pico de densidade dos carrapatos.

Capítulo 16

Análise de dados em ecologia

Use a seguinte equação para o teste de qui-quadrado:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^{n} \frac{(O_i - E_i)^2}{(E_i)}$$

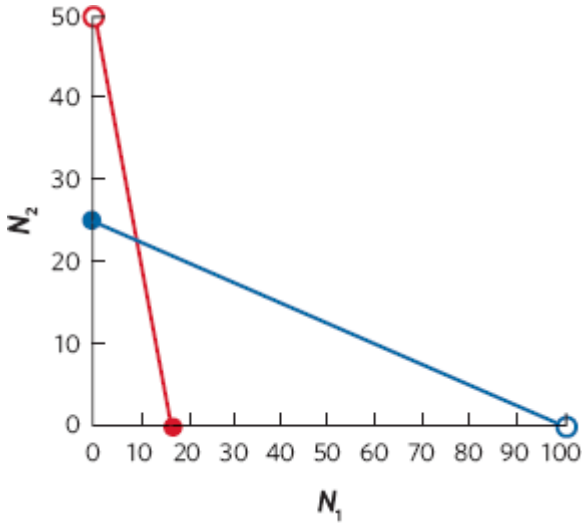
$$\chi^2 = \frac{(12-10)^2}{10} + \frac{(8-10)^2}{10}$$

$$\chi^2 = 0{,}8$$

Graus de liberdade =
(números de categorias observadas – 1) = (2 – 1) = 1

Usando a tabela de qui-quadrado do Apêndice Tabelas Estatísticas, podemos comparar nosso valor calculado (0,8) ao valor crítico de qui-quadrado quanto temos um grau de liberdade e um valor alfa de 0,05. O valor crítico de qui-quadrado é 3,841, que excede nosso valor de qui-quadrado. Assim, concluímos que nossa distribuição observada de ratos na zona nua e na grama não é significativamente diferente de uma distribuição igual.

Representação dos dados



Com base neste gráfico, o resultado previsto dessa competição é que nenhuma dessas espécies pode vencer, mas isso depende do número inicial de cada espécie.

Capítulo 17

Análise de dados em ecologia

$$U = R_1 - (n_1\ (n_1 + 1) \div 2)$$
$$U = 40{,}5 - (8\ (8 + 1) \div 2)$$
$$U = 40{,}5 - (72 \div 2)$$
$$U = 4{,}5$$

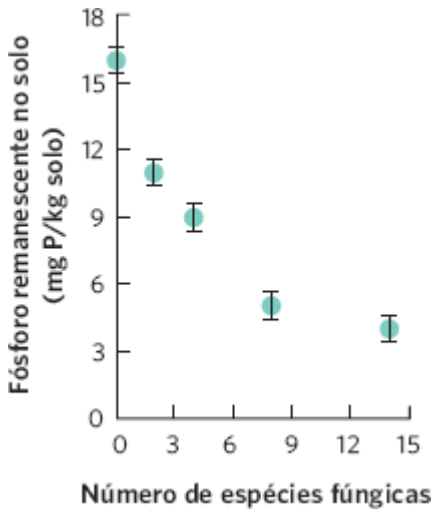
Usando este valor para R_1, podemos agora calcular z:

$$z = \frac{4{,}5 - 32}{9{,}52} = 2{,}89$$

Quando olhamos o valor crítico de z no Apêndice Tabelas Estatísticas, usamos o valor absoluto de z. Em consequência, tanto R_1 e R_2 nos proporcionam valores de z com o mesmo valor absoluto.

Representação dos dados

NÚMERO DE ESPÉCIES FÚNGICAS	FÓSFORO MÉDIO REMANESCENTE NO SOLO (mg P/kg SOLO)	ERRO PADRÃO
0	16,0	0,6
2	11,0	0,6
4	9,0	0,6
8	5,0	0,6
14	4,0	0,6



Capítulo 18

Análise de dados em ecologia

Índice de Simpson

Comunidade A:

$$\frac{1}{(0{,}24)^2 + (0{,}16)^2 + (0{,}08)^2 + (0{,}34)^2 + (0{,}18)^2} = \frac{1}{0{,}24} = 4{,}21$$

Comunidade B:

$$\frac{1}{(0{,}20)^2 + (0{,}20)^2 + (0{,}20)^2 + (0{,}20)^2 + (0{,}20)^2} = \frac{1}{0{,}20} = 5{,}00$$

Comunidade C:

$$\frac{1}{(0{,}25)^2+(0{,}25)^2+(0{,}25)^2+(0{,}25)^2} = \frac{1}{0{,}25} = 4{,}00$$

Índice de Shannon

Comunidade A:

–[(0,24) (ln 0,24)+(0,16) (ln 0,16)+(0,8) (ln 0,08)+(0,34) (ln 0,34)+(0,18) (ln 0,18)] = 1,51

Comunidade B:

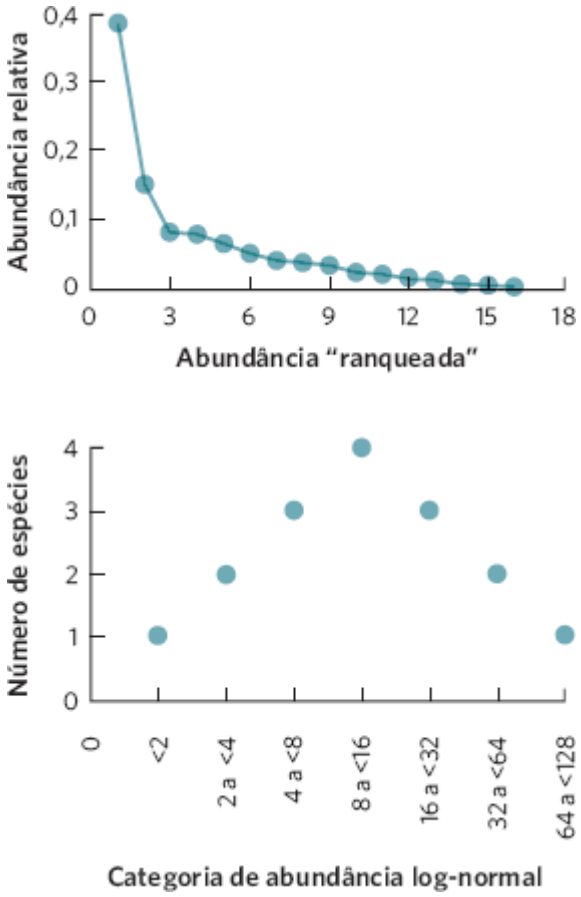
–[(0,20) (ln 0,20)+(0,20) (ln 0,20)+(0,20) (ln 0,20)+(0,20) (ln 0,20)+(0,20) (ln 0,20)] = 1,61

Comunidade C:

–[(0,25) (ln 0,25)+(0,25) (ln 0,25)+(0,25) (ln 0,25)+(0,25) (ln 0,25)] = 1,39

Para ambos os índices, uma homogeneidade maior com a mesma riqueza proporciona um valor maior do índice.

Representação dos dados



Capítulo 19

Análise de dados em ecologia

Comparando as comunidades A e B:

$$J = \frac{3}{1+4+3} = 0{,}33$$

Comparando as comunidades A e C:

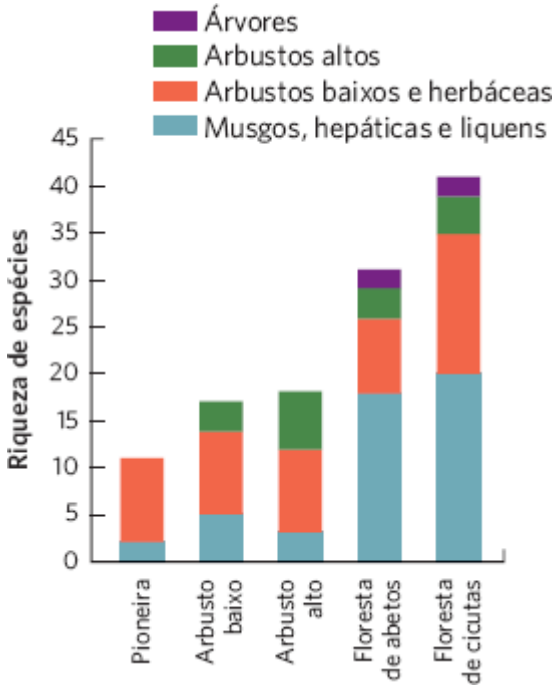
$$J = \frac{0}{4+6+0} = 0{,}00$$

Comparando as comunidades B e C:

$$J = \frac{4}{3+2+4} = 0{,}44$$

Com base nesses cálculos, as Comunidades A e B são as mais semelhantes entre si.

Representação dos dados



Ao longo do tempo, a composição dos estágios serais muda, mas a riqueza total das espécies continua aumentando.

Capítulo 20

Análise de dados em ecologia

Ecossistema de lago

Eficiência de consumo = 65%
Eficiência de assimilação = 70%
Eficiência de produção líquida = 42%
Eficiência ecológica = 19%

Ecossistema de riacho

Eficiência de consumo = 65%
Eficiência de assimilação = 38%
Eficiência de produção líquida = 40%
Eficiência ecológica = 10%

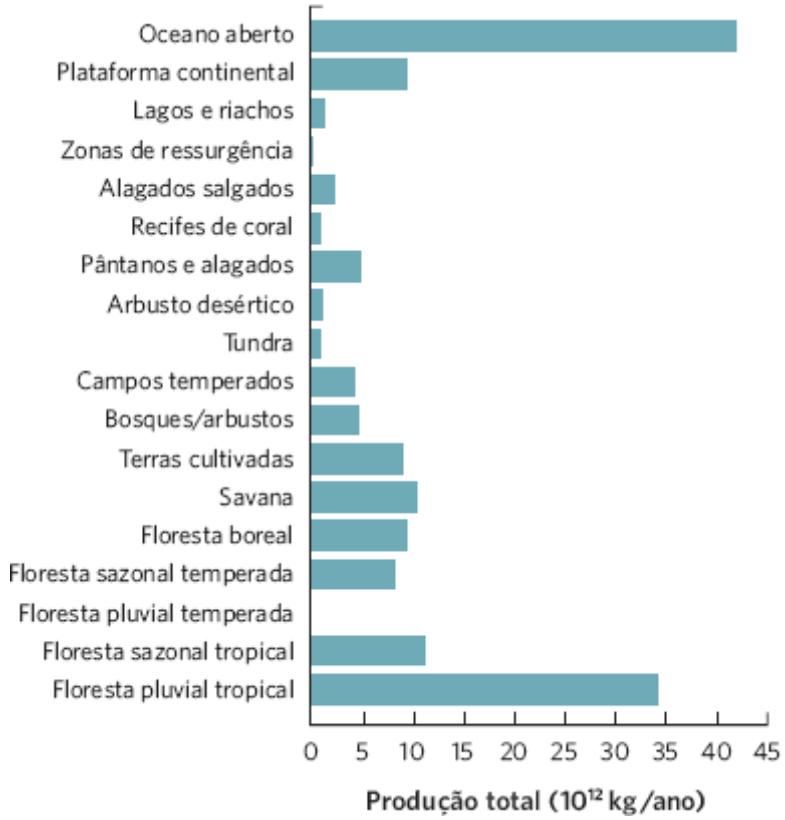
Os dois ecossistemas aquáticos têm eficiências ecológicas mais altas que o ecossistema terrestre, principalmente devido à eficiência de consumo mais alta.

Neste exemplo, a eficiência ecológica mais baixa no ecossistema de riacho, comparado com o do lago, é causada pela eficiência de assimilação mais baixa no ecossistema do riacho.

Representação dos dados

ECOSSISTEMAS TERRESTRES	PPL ($g/m^2/ano$)	ÁREA ($10^6\ km^2$)	PRODUÇÃO TOTAL ($10^{12}\ kg/ano$)
Floresta pluvial tropical	2.000	17,0	34,00
Floresta sazonal tropical	1.500	7,5	11,25

Floresta pluvial temperada	1.300	5,0	0,01
Floresta sazonal temperada	1.200	7,0	8,40
Floresta boreal	800	12,0	9,60
Savana	700	15,0	10,50
Terras cultivadas	650	14,0	9,10
Bosques/arbustos	600	8,0	4,80
Campos temperados	500	9,0	4,50
Tundra	140	8,0	1,12
Arbusto desértico	70	18,0	1,26
ECOSSISTEMAS AQUÁTICOS			
Pântanos e alagados	2.500	2,0	5,00
Recifes de coral	2.000	0,6	1,20
Alagados salgados	1.800	1,4	2,52
Zonas de ressurgência	500	0,4	0,20
Lagos e riachos	500	2,5	1,25
Plataforma continental	360	26,6	9,58
Oceano aberto	125	332,0	41,50



Algumas áreas, como as de oceano aberto, não têm uma alta produtividade por unidade de área, mas a área total é tão grande, que ela contribui com uma quantidade relativamente grande para produção total. Por outro lado, alguns ecossistemas altamente produtivos, como os pântanos e os charcos, não cobrem uma grande área, e assim eles contribuem com uma quantidade relativamente pequena para a produção total.

Capítulo 21

Análise de dados em ecologia

É possível calcular essas respostas usando a seguinte equação: $m_t = m_0\, e^{-kt}$.

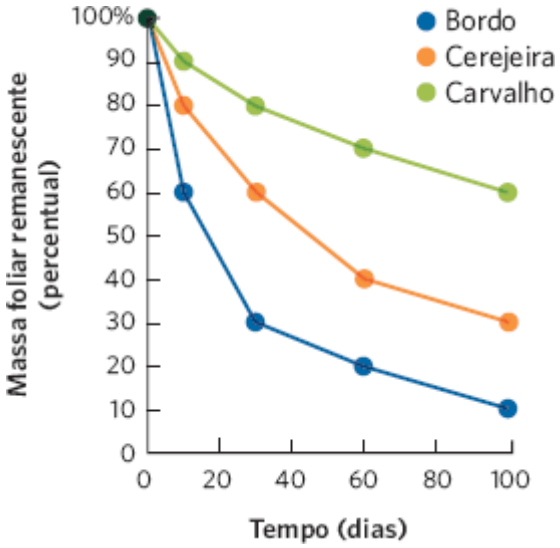
Para $k = 0{,}05$

Após 10 dias: $m_t = m_0\, e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}05)(10)} = 61$ g
Após 50 dias: $m_t = m_0\, e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}05)(50)} = 8{,}2$ g
Após 100 dias: $m_t = m_0\, e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}05)(100)} = 0{,}7$ g

Para $k = 0{,}10$

Após 10 dias: $m_t = m_0\, e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}10)(10)} = 37$ g
Após 50 dias: $m_t = m_0\, e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}10)(50)} = 0{,}7$ g
Após 100 dias: $m_t = m_0\, e^{-kt} = 100\, e^{-(0{,}10)(100)} = 0{,}0$ g

Representação dos dados



Com base neste gráfico, as folhas do bordo têm valor de *k* mais alto.

Capítulo 22

Análise de dados em ecologia

Para este problema, usaremos a seguinte equação:

$$S = S_{obs} + \frac{f_1(f_1 - 1)}{2(f_2 + 1)}$$

Para Comunidade B:

$$S = 12 + \frac{5 \times (5 - 1)}{2 \times (0+1)}$$

$$S = 12 + \frac{20}{2}$$

$$S = 22$$

Para Comunidade C:

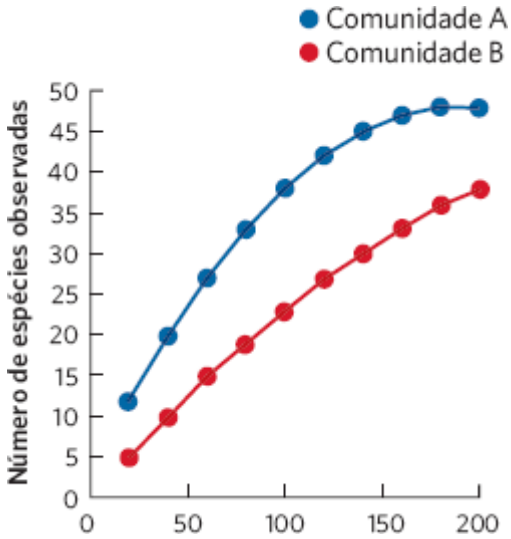
$$S = 8 + \frac{0 \times (0 - 1)}{2 \times (2+1)}$$

$$S = 8 + \frac{0}{6}$$

$$S = 8$$

Quanto maior o número de espécies representadas por um único indivíduo, maior o número estimado de espécies na comunidade.

Representação dos dados



A comunidade A foi amostrada suficientemente o bastante para prover boa estimativa da riqueza de espécies, como evidenciado pelo fato de que a curva de acumulação espécies atinge um nivelamento. Por outro lado, a curva para a Comunidade B sugere que é necessária amostragem maior para que uma estabilidade seja obtida.

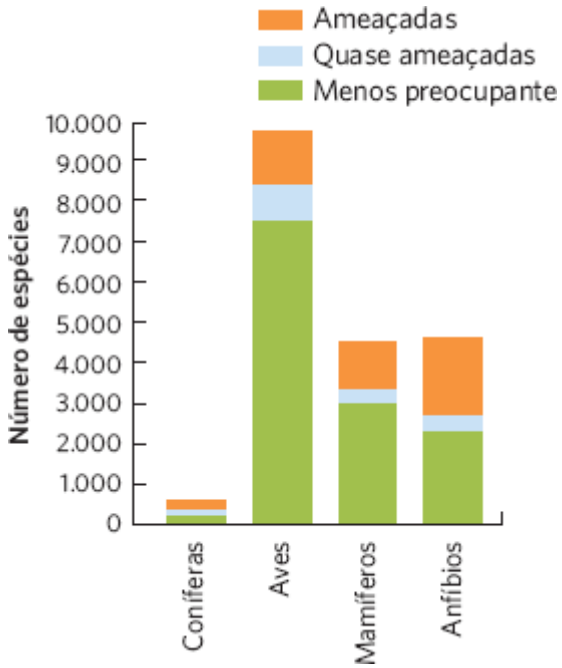
Capítulo 23

Análise de dados em ecologia

Podemos fazer uso da equação que calcula as meias-vidas:

$t_{1/2} = t \ln (2) \div \ln (N_0 \div N_t)$
$t_{1/2} = (1) \ln (2) \div \ln (50 \text{ ppb} \div 10 \text{ ppb})$
$t_{1/2} = 0{,}69 \div 1{,}61$
$t_{1/2} = 0{,}43$ dia

Representação dos dados



Quando olhamos os números absolutos em cada categoria, somos capazes, além de ter uma ideia da proporção das espécies que caem dentro de cada categoria, também conhecer o número absoluto em cada categoria. Por exemplo, o percentual de mamíferos ameaçados é cerca de duas vezes o de aves, mas o número total de aves e de mamíferos ameaçados é aproximadamente o mesmo. Além disso, o percentual de mamíferos e coníferas ameaçadas é semelhante, mas o número real de mamíferos é mais de seis vezes maior.

Leituras Sugeridas

Capítulo 1

Day, J. W., Jr., et al. 2009. Ecology in times of scarcity. *BioScience* 59: 321–331.

Dubilier, N., C. Bergin, and C. Lott. 2008. Symbiotic diversity in marine animals: The art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews* 6: 725–740.

Johnson, C. K., et al. 2009. Prey choice and habitat use drive sea otter pathogen exposure in a resource-limited coastal system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 2242–2247.

Marquis, R. J., and C. J. Whelan. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007–2014.

Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. W. W. Norton, New York.

Capítulo 2

Cheng, C. H. C., and H. W. Detrich. 2007. Molecular physiology of Antarctic notothenioid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362: 2215–2232.

Hughes, T. P., et al. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929–933.

Takei, Y. 2008. Exploring novel hormones essential for seawater adaptation in teleost fish. *General and Comparative Endocrinology* 157: 3–13.

Watanabe, M. E. 2005. Generating heat: New twists in the evolution of endothermy. *BioScience* 55: 470–475.

Capítulo 3

Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25: 239–250.

Osborne, C. P., and D. J. Beerling. 2006. Nature's green revolution: The remarkable evolutionary rise of C4 plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 361: 173–194.

Watanabe, M. E. 2005. Generating heat: New twists in the evolution of endothermy. *BioScience* 55: 470–475.

Capítulo 4

Miner, B. G., et al. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 685–692.

Pfennig, D. W., et al. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 459–467.

Capítulo 5

Ducklow, H., et al. 2008. Ecological responses to climate change on the Antarctic Peninsula. *American Scientist* 96: 302–310.

Suplee, C. 1999. El Niño, La Niña. *National Geographic* 195 (3): 73–95.

Capítulo 6

Ellis, E. C., and N. Ramankutty. 2008. Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 439–447.

Wolanski, E., et al. 2003. Mud, marine snow, and coral reefs. *American Scientist* 91: 44.

Capítulo 7

Losos, J. B. 2007. Detective work in the West Indies: Integrating historical and experimental approaches to study island lizard evolution. *BioScience* 57: 585–597.

Moczek, A. P. 2011. The origins of novelty. *Nature* 473: 34–35.

Prud'homme, B., et al. 2011. Body plan innovation in treehoppers through the evolution of an extra winglike appendage. *Nature* 473: 83–86.

Capítulo 8

Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347–391.

Karban, R., C. A. Black, and S. A. Weinbaum. 2000. How 17-year cicadas keep track of time. *Ecology Letters* 3: 253–256.

Reznick, D. N., H. Bryga, and J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346: 357–359.

Ricklefs, R. E., and M. Wikelski. 2002. The physiology–life history nexus. *Trends in Ecology and Evolution* 17(10): 462–468.

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.

Capítulo 9

Busch, J. W., M. Neiman, and J. M. Koslow. 2004. Evidence for maintenance of sex by pathogens in plants. *Evolution* 58: 2584–2590.

Chapman, T. 2006. Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Current Biology* 16: R744–R754.

Lively, C. M. 1996. Host–parasite coevolution and sex. *BioScience* 46: 107–114.

Munday, P. L., P. M. Buston, and R. R. Warner. 2006. Diversity and flexibility of sex-change strategies in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 89–95.

Reynolds, J. D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68–72.

Capítulo 10

Clutton-Brock, T. H., et al. 1999. Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science* 284: 1640–1644.

Foster, K. R., T. Wenseleers, and F. L. W. Ratnieks. 2006. Kin selection is the key to altruism. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 57–60.

Griffin, A. S., and S. A. West. 2003. Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science* 302: 634–636.

Sherman, P. W., J. U. M. Jarvis, and S. H. Braude. 1992. Naked molerats. *Scientific American* 267: 72–78.

West, S. A., A. S. Griffin, and A. Gardner. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology* 17: R661–R672.

Capítulo 11

Brown, J. H., et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.

Marquet, P. A., S. A. Naverrete, and J. C. Castilla. 1995. Body size, population density, and the Energetic Equivalency Rule. *Journal of Animal Ecology* 64: 325–332.

Neal, D. 2004. *Introduction to Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimatic envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371.

Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.

Capítulo 12

Kramer, A. M., et al. 2009. The evidence for Allee effects. *Population Ecology* 51: 341–354.

Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271–287.

Turchin, P. 1995. Population regulation: Old arguments and new synthesis. In N. Cappuccino and P. W. Price (eds.), *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*, pp. 19–40. Academic Press, New York.

Wolff, J. O. 1997. Population regulation in mammals. *Journal of Animal Ecology* 66: 1–13.

Capítulo 13

Beckerman, A., et al. 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 263–269.

Ehrlich, P. R., and I. Hanski (eds.). 2004. On the Wings of Checkerspots: *A Model System for Population Biology*. Oxford University Press, Oxford.

Hanski, I., and M. E. Gilpin (eds.). 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego.

Honnay, O., et al. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166: 723–736.

Lundberg, P., et al. 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 460–464.

Capítulo 14

Hanski, I., et al. 2001. Small rodent dynamics and predation. *Ecology* 82: 1505–1520.

Korpimäki, E., et al. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *BioScience* 54: 1071–1079.

Myers, J. H. 1993. Population outbreaks in forest lepidoptera. *American Scientist* 81: 240–281.

Relyea, R. A. 2003. How prey respond to combined predators: A review and an empirical test. *Ecology* 84: 1827–1839.

Van Donk, E., et al. 2011. Induced defenses in marine and freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia* 668: 3–19.

Capítulo 15

Brown, J. K. M., and A. Tellier. 2011. Plant-parasite coevolution: Bridging the gap between genetics and ecology. *Annual Review of Phytopathology* 49: 345–367.

Hawley, D. M., and S. M. Altizer. 2011. Disease ecology meets ecological immunology: Understanding the links between organismal immunity and infection dynamics in natural populations. *Functional Ecology* 25: 48–60.

Lefevre, T., et al. 2009. The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 41–48.

Capítulo 16

Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710–723.

Grace, J. B., and D. Tilman. 2003. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292–1297.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240–285.
Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.

Capítulo 17

Bonfante, P., and I.-A. Anca. 2009. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: A network of interactions. *Annual Review of Microbiology* 63: 363–383.
Bronstein, J. L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97: 1160–1170.
Egger, K. N., and D. S. Hibbett. 2004. The evolutionary implications of exploitation in mycorrhizas. *Canadian Journal of Botany* 82: 1110–1121.
Fenster, C. B., et al. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375–403.
Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235–246.

Capítulo 18

Halpern, B. S., et al. 2005. Predator effects on herbivore and plant stability. *Ecology Letters* 8: 189–194.
Lavergne, S., et al. 2010. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 321–350.
Pace, M. L., et al. 1999. Trophic cascades revealed in diverse systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 483–488.
Shurin, J. B., et al. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5: 785–791.
Srivastava, D., et al. 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* 90: 1073–1083.

Capítulo 19

Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119–1144.
Ireland, A.W., et al. 2012. Drought as a trigger for rapid state shifts in kettle ecosystems: Implications for ecosystem responses to climate change. *Wetlands* (published online July 18, 2012).
Walker, L. R., et al. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725–736.
Whittaker, R. J., M. B. Bush, and K. Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs* 59: 59–123.
Zobel, D. B., and J. A. Antos. 1997. A decade of recovery of understory vegetation buried by volcanic tephra from Mount St. Helens. *Ecological Monographs* 67: 317–344.

Capítulo 20

Elser, J. J., et al. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10: 1135–1142.
Hessen, D. O., et al. 2004. Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology* 85: 1179–1192.
Schade, J. D., et al. 2005. A conceptual framework for ecosystem stoichiometry: Balancing resource supply and demand. *Oikos* 109: 40–51.
Schuur, E. A. G. 2003. Productivity and global climate revisited: The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84: 1165–1170.

Capítulo 21

Arrigo, K. R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* 437: 349–355.
Hättenschwiler, S., et al. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 191–218.
Kintisch, E. 2007. Should oceanographers pump iron? *Science* 318: 1368–1370.
Morgan, J. A., et al. 2004. CO2 enhances productivity, alters species composition, and reduces digestibility of shortgrass steppe vegetation. *Ecological Applications* 14: 208–219.
Vitousek, P. M., et al. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Causes and consequences. *Issues in Ecology* 1: 1–17.

Capítulo 22

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487–515.
MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
Mittelbach, G. G., et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315–331.
Turner, M. G. 2005. Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 319–344.

Capítulo 23

Cardillo, M., et al. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309: 1239–1241.

Firestone, R. B., et al. 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA 104: 16016–16021.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2010). *Global Biodiversity Outlook 3*. Montreal, 94 pages. http://www.cbd.int/doc/publications/gbo/gbo3-final-en.pdf

Worm, B., et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787–790.

Year of Planet Earth. 2008. Feature on global climate change. *Nature* 451: 279–300.

Leituras Sugeridas

Capítulo 1

Day, J. W., Jr., et al. 2009. Ecology in times of scarcity. *BioScience* 59: 321–331.

Dubilier, N., C. Bergin, and C. Lott. 2008. Symbiotic diversity in marine animals: The art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews* 6: 725–740.

Johnson, C. K., et al. 2009. Prey choice and habitat use drive sea otter pathogen exposure in a resource-limited coastal system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 2242–2247.

Marquis, R. J., and C. J. Whelan. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007–2014.

Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. W. W. Norton, New York.

Capítulo 2

Cheng, C. H. C., and H. W. Detrich. 2007. Molecular physiology of Antarctic notothenioid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362: 2215–2232.

Hughes, T. P., et al. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929–933.

Takei, Y. 2008. Exploring novel hormones essential for seawater adaptation in teleost fish. *General and Comparative Endocrinology* 157: 3–13.

Watanabe, M. E. 2005. Generating heat: New twists in the evolution of endothermy. *BioScience* 55: 470–475.

Capítulo 3

Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25: 239–250.

Osborne, C. P., and D. J. Beerling. 2006. Nature's green revolution: The remarkable evolutionary rise of C4 plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 361: 173–194.

Watanabe, M. E. 2005. Generating heat: New twists in the evolution of endothermy. *BioScience* 55: 470–475.

Capítulo 4

Miner, B. G., et al. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 685–692.

Pfennig, D. W., et al. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 459–467.

Capítulo 5

Ducklow, H., et al. 2008. Ecological responses to climate change on the Antarctic Peninsula. *American Scientist* 96: 302–310.

Suplee, C. 1999. El Niño, La Niña. *National Geographic* 195 (3): 73–95.

Capítulo 6

Ellis, E. C., and N. Ramankutty. 2008. Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 439–447.

Wolanski, E., et al. 2003. Mud, marine snow, and coral reefs. *American Scientist* 91: 44.

Capítulo 7

Losos, J. B. 2007. Detective work in the West Indies: Integrating historical and experimental approaches to study island lizard evolution. *BioScience* 57: 585–597.

Moczek, A. P. 2011. The origins of novelty. *Nature* 473: 34–35.

Prud'homme, B., et al. 2011. Body plan innovation in treehoppers through the evolution of an extra winglike appendage. *Nature* 473: 83–86.

Capítulo 8

Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347–391.

Karban, R., C. A. Black, and S. A. Weinbaum. 2000. How 17-year cicadas keep track of time. *Ecology Letters* 3: 253–256.

Reznick, D. N., H. Bryga, and J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346: 357–359.

Ricklefs, R. E., and M. Wikelski. 2002. The physiology–life history nexus. *Trends in Ecology and Evolution* 17(10): 462–468.

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.

Capítulo 9

Busch, J. W., M. Neiman, and J. M. Koslow. 2004. Evidence for maintenance of sex by pathogens in plants. *Evolution* 58: 2584–2590.

Chapman, T. 2006. Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Current Biology* 16: R744–R754.

Lively, C. M. 1996. Host–parasite coevolution and sex. *BioScience* 46: 107–114.

Munday, P. L., P. M. Buston, and R. R. Warner. 2006. Diversity and flexibility of sex-change strategies in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 89–95.

Reynolds, J. D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68–72.

Capítulo 10

Clutton-Brock, T. H., et al. 1999. Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science* 284: 1640–1644.

Foster, K. R., T. Wenseleers, and F. L. W. Ratnieks. 2006. Kin selection is the key to altruism. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 57–60.

Griffin, A. S., and S. A. West. 2003. Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science* 302: 634–636.

Sherman, P. W., J. U. M. Jarvis, and S. H. Braude. 1992. Naked molerats. *Scientific American* 267: 72–78.

West, S. A., A. S. Griffin, and A. Gardner. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology* 17: R661–R672.

Capítulo 11

Brown, J. H., et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.

Marquet, P. A., S. A. Naverrete, and J. C. Castilla. 1995. Body size, population density, and the Energetic Equivalency Rule. *Journal of Animal Ecology* 64: 325–332.

Neal, D. 2004. *Introduction to Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimatic envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371.

Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.

Capítulo 12

Kramer, A. M., et al. 2009. The evidence for Allee effects. *Population Ecology* 51: 341–354.

Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271–287.

Turchin, P. 1995. Population regulation: Old arguments and new synthesis. In N. Cappuccino and P. W. Price (eds.), *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*, pp. 19–40. Academic Press, New York.

Wolff, J. O. 1997. Population regulation in mammals. *Journal of Animal Ecology* 66: 1–13.

Capítulo 13

Beckerman, A., et al. 2002. Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 263–269.

Ehrlich, P. R., and I. Hanski (eds.). 2004. On the Wings of Checkerspots: *A Model System for Population Biology*. Oxford University Press, Oxford.

Hanski, I., and M. E. Gilpin (eds.). 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego.

Honnay, O., et al. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166: 723–736.

Lundberg, P., et al. 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 460–464.

Capítulo 14

Hanski, I., et al. 2001. Small rodent dynamics and predation. *Ecology* 82: 1505–1520.

Korpimäki, E., et al. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *BioScience* 54: 1071–1079.

Myers, J. H. 1993. Population outbreaks in forest lepidoptera. *American Scientist* 81: 240–281.

Relyea, R. A. 2003. How prey respond to combined predators: A review and an empirical test. *Ecology* 84: 1827–1839.

Van Donk, E., et al. 2011. Induced defenses in marine and freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia* 668: 3–19.

Capítulo 15

Brown, J. K. M., and A. Tellier. 2011. Plant-parasite coevolution: Bridging the gap between genetics and ecology. *Annual Review of Phytopathology* 49: 345–367.

Hawley, D. M., and S. M. Altizer. 2011. Disease ecology meets ecological immunology: Understanding the links between organismal immunity and infection dynamics in natural populations. *Functional Ecology* 25: 48–60.

Lefevre, T., et al. 2009. The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 41–48.

Capítulo 16

Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710–723.

Grace, J. B., and D. Tilman. 2003. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292–1297.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240–285.
Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.

Capítulo 17

Bonfante, P., and I.-A. Anca. 2009. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: A network of interactions. *Annual Review of Microbiology* 63: 363–383.
Bronstein, J. L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97: 1160–1170.
Egger, K. N., and D. S. Hibbett. 2004. The evolutionary implications of exploitation in mycorrhizas. *Canadian Journal of Botany* 82: 1110–1121.
Fenster, C. B., et al. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375–403.
Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235–246.

Capítulo 18

Halpern, B. S., et al. 2005. Predator effects on herbivore and plant stability. *Ecology Letters* 8: 189–194.
Lavergne, S., et al. 2010. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 321–350.
Pace, M. L., et al. 1999. Trophic cascades revealed in diverse systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 483–488.
Shurin, J. B., et al. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5: 785–791.
Srivastava, D., et al. 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* 90: 1073–1083.

Capítulo 19

Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119–1144.
Ireland, A.W., et al. 2012. Drought as a trigger for rapid state shifts in kettle ecosystems: Implications for ecosystem responses to climate change. *Wetlands* (published online July 18, 2012).
Walker, L. R., et al. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725–736.
Whittaker, R. J., M. B. Bush, and K. Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs* 59: 59–123.
Zobel, D. B., and J. A. Antos. 1997. A decade of recovery of understory vegetation buried by volcanic tephra from Mount St. Helens. *Ecological Monographs* 67: 317–344.

Capítulo 20

Elser, J. J., et al. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10: 1135–1142.
Hessen, D. O., et al. 2004. Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology* 85: 1179–1192.
Schade, J. D., et al. 2005. A conceptual framework for ecosystem stoichiometry: Balancing resource supply and demand. *Oikos* 109: 40–51.
Schuur, E. A. G. 2003. Productivity and global climate revisited: The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84: 1165–1170.

Capítulo 21

Arrigo, K. R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* 437: 349–355.
Hättenschwiler, S., et al. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 191–218.
Kintisch, E. 2007. Should oceanographers pump iron? *Science* 318: 1368–1370.
Morgan, J. A., et al. 2004. CO2 enhances productivity, alters species composition, and reduces digestibility of shortgrass steppe vegetation. *Ecological Applications* 14: 208–219.
Vitousek, P. M., et al. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Causes and consequences. *Issues in Ecology* 1: 1–17.

Capítulo 22

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487–515.
MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
Mittelbach, G. G., et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315–331.
Turner, M. G. 2005. Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 319–344.

Capítulo 23

Cardillo, M., et al. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309: 1239–1241.

Firestone, R. B., et al. 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA 104: 16016–16021.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2010). *Global Biodiversity Outlook 3*. Montreal, 94 pages. http://www.cbd.int/doc/publications/gbo/gbo3-final-en.pdf

Worm, B., et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787–790.

Year of Planet Earth. 2008. Feature on global climate change. *Nature* 451: 279–300.

Glossário

Abordagem de biosfera Uma abordagem na ecologia que se preocupa com a maior escala na hierarquia dos sistemas ecológicos, incluindo os movimentos do ar e da água – e a energia e os elementos químicos que eles contêm – na superfície da Terra.

Abordagem de comunidade Uma abordagem na ecologia que enfatiza a diversidade e a abundância relativa de diferentes tipos de organismos que vivem juntos em um mesmo lugar.

Abordagem de ecossistema Uma abordagem na ecologia que enfatiza o armazenamento e a transferência de energia e matéria, incluindo os vários elementos químicos essenciais à vida.

Abordagem de indivíduo Uma abordagem à ecologia que enfatiza a maneira como a morfologia, a fisiologia e o comportamento de um indivíduo o habilitam para sobreviver em seu ambiente.

Abordagem de população Uma abordagem na ecologia que enfatiza a variação no espaço e no tempo no número, na densidade e na composição dos indivíduos.

Abrangência geográfica Medida da área total ocupada por uma população.

Abundância O número total de indivíduos em uma população que existe em uma área definida.

Abundância relativa É a proporção de indivíduos em uma comunidade representada por cada espécie.

Acidez Concentração de íons de hidrogênio em uma solução.

Ácido desoxirribonucleico (DNA) Uma molécula composta de duas fitas de nucleotídios enroladas juntas em um formato conhecido como dupla-hélice.

Aclimatação Mudança induzida ambientalmente na fisiologia de um indivíduo.

Adaptação Uma característica de um organismo que o torna bem adaptado ao seu ambiente.

Alagado de água doce Um bioma aquático que contém água doce parada ou solos saturados com água doce durante no mínimo uma parte do ano, suficientemente rasa para apresentar vegetação emergente em todas as profundidades.

Albedo A fração da energia solar refletida por um objeto.

Aleatoriedade ambiental Variação nas taxas de natalidade e mortalidade devido às variações aleatórias nas condições ambientais.

Aleatoriedade demográfica Variação nas taxas de natalidade e mortalidade devido às diferenças aleatórias entre os indivíduos.

Alelopatia Um tipo de interferência que ocorre quando organismos utilizam substâncias químicas para prejudicar seus competidores.

Alelos Tipos diferentes de um gene específico.

Alóctone Entradas de matéria orgânica, tais como folhas, que vêm de fora do ecossistema.

Altruísmo Interação social que aumenta a aptidão do receptor e diminui a do doador.

Anaeróbico Sem oxigênio. *Também conhecido como* **Anóxico**.

Anual Um organismo com duração de vida de 1 ano.

Aptidão Sobrevivência e reprodução de um indivíduo.

Aptidão direta A aptidão que um indivíduo ganha ao passar adiante cópias de seus genes para sua prole.

Aptidão inclusiva A soma das aptidões direta e indireta.

Aptidão indireta A aptidão que um indivíduo ganha ao ajudar seus parentes a passar adiante cópias de seus genes.

Aquecimento adiabático O efeito de aquecimento pelo aumento da pressão sobre o ar à medida que ele desce em direção à superfície da Terra e se comprime.

Arena Local onde os animais se reúnem para exibir alguma característica para atrair o sexo oposto.

Árvores filogenéticas Padrões hipotéticos de parentesco entre grupos distintos, tais como populações, espécies ou gêneros.

Autóctone Entradas de matéria orgânica que são produzidas por algas e plantas aquáticas dentro do ecossistema.

Bacia hidrográfica Uma área de terra que drena para um único córrego ou rio.

Bioma Uma região geográfica que contém comunidades compostas por organismos com adaptações similares.

Biomagnificação O processo pelo qual a concentração de contaminantes aumenta à medida que ele se move para cima na cadeia alimentar.

Biosfera Todos os ecossistemas da Terra.

***Bloom* de algas** Um rápido aumento no crescimento de algas em ambientes aquáticos, normalmente devido a um afluxo de nutrientes.

***Bloom* do outono** Um rápido aumento na população do fitoplâncton no outono, que ocorre com a infusão de nutrientes a partir da circulação do outono.

Bosque/arbusto Um bioma caracterizado por verões quentes e secos e invernos amenos e úmidos, uma combinação que favorece o crescimento de gramíneas e arbustos tolerantes à seca.

Branqueamento do coral Perda de cor nos corais pelo fato de expelirem suas algas simbióticas.

Cadeia alimentar Representação linear de como espécies diferentes em uma comunidade alimentam-se umas das outras.

Camada limite Uma região de ar ou água parada que envolve a superfície de um objeto.

Campo temperado/deserto frio Um bioma caracterizado por verões quentes e secos e invernos frios e rigorosos, que é dominado por gramíneas, plantas florescentes não lenhosas e arbustos adaptados à seca.

Capacidade de campo A quantidade máxima de água retida pelas partículas do solo contra a força da gravidade.

Capacidade de suporte (K) O tamanho populacional máximo que pode ser suportado pelo ambiente.

Capacidade de troca catiônica A capacidade de um solo em reter cátions.

Características sexuais primárias Atributos relacionados com a fertilização.

Características sexuais secundárias Atributos relacionados com as diferenças entre os sexos em termos de tamanho corporal, ornamentações, coloração e cortejo.

Carboxilase-oxidase RuBP Uma enzima envolvida na fotossíntese que catalisa a reação de RuBP e CO_2 para formar duas moléculas de gliceraldeído 3-fosfato (G3P). *Também conhecida como* **RuBisCO**.

Carga parasitária O número de parasitas de uma determinada espécie que um hospedeiro individual pode abrigar.

Cascata trófica Efeitos indiretos em uma comunidade iniciados por um predador.

Casta Indivíduos em um grupo social compartilhando uma forma especializada de comportamento.

Células de Hadley As duas células de circulação do ar entre o equador e as latitudes 30° N e 30° S.

Células polares As correntes de convecção atmosféricas que transportam o ar entre as latitudes 60° e 90° nos Hemisférios Norte e Sul.

Censo Contagem de todos os indivíduos em uma população.

Charco salgado Um bioma de água salgada que contém uma vegetação emergente não lenhosa.

Ciclo hidrológico O movimento da água através dos ecossistemas e da atmosfera.

Ciclo limite estável Um padrão de crescimento populacional, no qual a população continua a apresentar grandes oscilações com o tempo.

Ciclos populacionais Oscilação regular de uma população durante um período de tempo mais longo.

Circulação concorrente Movimento de dois fluidos na mesma direção em ambos os lados de uma barreira, através da qual o calor ou substâncias dissolvidas são trocados.

Circulação contracorrente Movimento de dois fluidos em sentidos opostos em cada lado de uma barreira, através da qual o calor ou substâncias dissolvidas são trocados.

Circulação da primavera A mistura vertical da água dos lagos que ocorre no início da primavera, auxiliada por ventos que criam as correntes de superfície.

Circulação do outono A mistura vertical da água dos lagos que ocorre no outono, auxiliada por ventos que criam as correntes de superfície.

Circulação termo-halina Um padrão global de correntes de água de superfície e profundas que fluem como resultado de variações nas temperaturas e na salinidade, e que alteram a densidade da água.

Clima As condições atmosféricas típicas que ocorrem ao longo de todo o ano, medidas durante muitos anos.

Clima polar Um clima que apresenta temperaturas muito frias e relativamente pouca precipitação.

Clima seco Um clima caracterizado por baixa precipitação e uma ampla variação de temperaturas, comumente encontrado aproximadamente nas latitudes 30° N e 30° S.

Clima tropical Um clima caracterizado por temperaturas quentes e alta precipitação, que ocorre em regiões próximas do equador.

Clima úmido de latitude média continental Um clima que existe no interior dos continentes e que é tipicamente caracterizado por verões quentes, invernos frios e quantidades moderadas de precipitação.

Clima úmido de latitude média subtropical Um clima caracterizado por verões quentes e secos e invernos frios e úmidos.

Clones Indivíduos que descendem assexuadamente do mesmo genitor e carregam o mesmo genótipo.

Cloroplastos Organelas celulares especializadas encontradas em organismos fotossintéticos.

Codominante Quando dois alelos contribuem para o fenótipo.

Coeficiente de determinação (R^2) Um índice que nos informa quão bem os dados se ajustam a uma reta.

Coeficiente de parentesco A probabilidade numérica de que um indivíduo e seus parentes carreguem cópias dos mesmos genes de um ancestral comum recente.

Coeficientes de competição Variáveis que realizam a conversão entre o número de indivíduos de uma espécie e o número de indivíduos da outra espécie.

Coesão A atração mútua entre as moléculas de água.

Coevolução Quando duas ou mais espécies afetam a evolução uma da outra.

Coloração de alerta Uma estratégia na qual a não palatabilidade evolui em associação a cores e padrões muito notáveis. *Também conhecida como* **Aposematismo (coloração críptica)**.

Combinação aleatória Processo de criação de gametas haploides, no qual a combinação de alelos colocados em um determinado gameta pode ser qualquer uma das existentes no organismo parental diploide.

Comensalismo Interação na qual duas espécies vivem em estreita associação; uma espécie recebe um benefício enquanto a outra não tem benefício nem custo.

Compensação fenotípica Uma situação na qual um determinado fenótipo apresenta maior aptidão em um ambiente, enquanto outros fenótipos apresentam maior aptidão em outros ambientes.

Competição Interação com efeitos negativos entre duas espécies que dependem do mesmo recurso limitante para sobreviver, crescer e se reproduzir.

Competição aparente Quando duas espécies têm um efeito negativo uma sobre a outra por meio de um inimigo – incluindo um predador, parasita ou herbívoro.

Competição de interferência Quando os competidores não consomem imediatamente os recursos, mas os defendem.

Competição exploratória Competição na qual os indivíduos consomem e reduzem a abundância de um recurso até um ponto em que outros indivíduos não conseguem persistir.

Competição interespecífica A competição entre indivíduos de espécies diferentes.

Competição intraespecífica A competição entre indivíduos da mesma espécie.

Competição local por acasalamentos Acontece quando tal competição ocorre em uma área limitada, e apenas alguns machos são necessários para fertilizar todas as fêmeas.

Comportamentos sociais Interações com membros da mesma espécie, incluindo parceiros, prole e outros parentes e indivíduos não aparentados.

Comunidade Todas as populações das espécies que vivem juntas em uma determinada área.

Comunidade clímax O estágio seral final no processo de sucessão.

Comunidade clímax mantida por fogo Estágio sucessional que persiste como o estágio seral final devido a incêndios periódicos.

Comunidade clímax mantida por pastagem Quando um estágio sucessional persiste como o estágio seral final devido a uma pastagem intensa.

Comunidade clímax transitória Comunidade clímax que não é persistente.

Comunidades independentes Comunidades em que as espécies não dependem umas das outras para existir.

Comunidades interdependentes Comunidades em que as espécies dependem umas das outras.

Condução A transferência da energia cinética do calor entre substâncias que estão em contato entre si.

Consumidor Organismo que obtém sua energia a partir de outros organismos. *Também conhecido como* **Heterótrofo**.

Consumidor primário Espécie consumidora de produtores.

Consumidor secundário Espécie que come consumidores primários.

Consumidor terciário Espécie que come consumidores secundários.

Controle Manipulação que inclui todos os aspectos de um experimento, exceto o fator de interesse.

Controle *bottom-up* Quando as abundâncias dos grupos tróficos na natureza são determinadas pela quantidade de energia disponível dos produtores em uma comunidade.

Controle *top-down* Quando a abundância dos grupos tróficos é determinada pela existência de predadores no topo da teia alimentar.

Convecção A transferência de calor devido ao movimento dos líquidos e dos gases.

Cooperação Quando o doador e o receptor do comportamento social obtêm ganhos na aptidão pela interação.

Copulação extrapar Quando um indivíduo que tem um vínculo social com um parceiro também copula com outros indivíduos.

Corredor de *habitat* Uma faixa de *habitat* favorável, localizada entre duas grandes manchas de *habitat*, que facilita a dispersão.

Correlação Uma descrição estatística de como uma variável muda em relação a outra.

Correntes de convecção atmosféricas As circulações de ar entre a superfície da Terra e a atmosfera.

Cosmopolita Espécie com abrangência geográfica muito grande, que pode se estender a vários continentes.

Crescimento determinado Um padrão de crescimento no qual um indivíduo cessa seu crescimento após o início da reprodução.

Crescimento indeterminado Um padrão de crescimento no qual um indivíduo continua a crescer após o início da reprodução.

Cripsia Camuflagem que possibilita ao indivíduo se combinar com seu ambiente ou confundir o perfil de um indivíduo para se misturar melhor com o ambiente de fundo.

Cromossomos Estruturas compactas, consistindo em fitas longas de DNA enroladas em volta de proteínas.

Cronossequência Sequência de comunidades que existem ao longo do tempo em um determinado local.

Curva de abundância ranqueada Curva que plota a abundância relativa de cada espécie em uma comunidade na ordem da espécie mais abundante para a menos abundante.

Curva de acumulação de espécies Um gráfico do número de espécies observadas em relação ao número de indivíduos apresentados.

Curva de autoafinamento Relação gráfica que mostra como diminuições na densidade populacional ao longo do tempo levam a aumento no tamanho de cada indivíduo na população.

Curva em formato de J O formato do crescimento exponencial quando plotado em gráfico.

Curva em formato de S O formato da curva quando uma população é plotada em um gráfico em função do tempo, usando o modelo de crescimento logístico.

Curva espécies-área Uma relação gráfica, na qual acréscimos na área (A) estão associados a acréscimos no número de espécies (S).

Custo da meiose A redução de 50% no número de genes parentais passados para a próxima geração via reprodução sexuada *versus* assexuada.

Decompositores Organismos que decompõem a matéria orgânica morta em elementos e compostos mais simples que podem ser reciclados pelo ecossistema.

Demografia Estudo das populações.

Densidade Em uma população, o número de indivíduos por unidade de área ou volume.

Dependência negativa da densidade Quando a taxa de crescimento populacional diminui à medida que a densidade populacional aumenta.

Dependência positiva da densidade Quando a taxa de crescimento populacional aumenta à medida que a densidade populacional aumenta. *Também conhecida como* **Dependência inversa da densidade** ou **Efeito de Allee**.

Dependência tardia da densidade Quando a dependência da densidade ocorre com base em uma densidade em algum momento no passado.

Dependentes da densidade Fatores que afetam o tamanho populacional em relação à densidade.

Deposição ácida Ácidos depositados como chuva e neve ou como gases e partículas que se unem às superfícies das plantas, do solo e da água. *Também conhecida como* **Chuva ácida**.

Depressão endogâmica Diminuição na aptidão causada por acasalamentos entre parentes próximos devido à prole herdar alelos deletérios do ovo e do esperma.

Deriva continental O movimento de massas de terra através da superfície da Terra.

Deriva genética Processo que ocorre quando a variação genética é perdida devido à variação aleatória em acasalamento, mortalidade, fecundidade e herança.

Deserto subtropical Um bioma caracterizado por temperaturas quentes, precipitação escassa, estações de crescimento longas e vegetação esparsa.

Desnitrificação O processo de converter nitratos em gás nitrogênio.

Desvio padrão da amostra Estatística que fornece uma maneira padronizada de medir o quão amplamente os dados estão afastados da média.

Desvio sanguíneo Uma adaptação que possibilita que vasos sanguíneos específicos sejam desligados, de modo que menos sangue quente de um animal flua para as extremidades frias.

Determinação ambiental do sexo Processo no qual o sexo é determinado majoritariamente pelo ambiente.

Detritívoro Organismo que se alimenta de matéria orgânica morta e rejeitos conhecidos como detritos.

Diagrama climático Um gráfico que mostra a temperatura e a precipitação médias mensais de um lugar específico na Terra.

Diapausa Um tipo de dormência em insetos que está associada a um período de condições ambientais desfavoráveis.

Dimorfismo sexual A diferença no fenótipo entre machos e fêmeas da mesma espécie.

Dioicia Plantas somente com flores masculinas ou femininas em um indivíduo.

Dispersão Movimento de indivíduos de uma área para outra.

Distância de dispersão de vida Distância média que um indivíduo se move desde onde nasceu até onde se reproduz.

Distribuição O espaçamento dos indivíduos em relação uns aos outros na abrangência geográfica de uma população.

Distribuição agregada Um padrão de distribuição no qual os indivíduos estão reunidos em grupos separados.

Distribuição aleatória Padrão de distribuição de uma população na qual a posição de cada indivíduo é independente da posição dos outros indivíduos.

Distribuição etária estável Quando a estrutura etária de uma população não muda com o tempo.

Distribuição livre ideal Quando os indivíduos se distribuem entre diferentes *habitats*, de modo que lhes seja possibilitado experimentar o mesmo benefício *per capita*.

Distribuição log-normal Distribuição normal, ou em forma de sino, que usa uma escala logarítmica do eixo x.

Distribuição uniforme Padrão de distribuição de uma população na qual cada indivíduo mantém uma distância uniforme entre si.

Diversidade beta Número de espécies que diferem em ocorrência entre dois *habitats*.

Diversidade local O número de espécies em uma área relativamente pequena de *habitat* homogêneo, como um riacho; *Também conhecida como* **Diversidade alfa**.

Diversidade regional O número de espécies em todos os *habitats* que constituem uma grande área geográfica; *Também conhecida como* **Diversidade gama**.

Doador O indivíduo que direciona um comportamento para outro indivíduo como parte de uma interação social.

Doença infecciosa emergente Uma doença recentemente descoberta ou que era rara e, em seguida, subitamente, aumenta em ocorrência.

Dominante Alelo que mascara a expressão de outro.

Dormência Uma condição na qual os organismos reduzem drasticamente seus processos metabólicos.

Ecologia de paisagem O campo de estudo que considera o arranjo espacial dos *habitats* em diferentes escalas e examina como eles influenciam os indivíduos, as populações, as comunidades e os ecossistemas.

Ecologia O estudo científico da abundância e distribuição dos organismos em relação a outros organismos e às condições ambientais.

Ecossistema Uma ou mais comunidades de organismos vivos que interagem com seus ambientes físicos e químicos.

Ecótono Uma fronteira criada por mudanças súbitas nas condições ambientais em uma distância relativamente curta, acompanhadas por uma grande mudança na composição das espécies.

Ectoparasita Um parasita que vive no exterior de um organismo.

Ectotérmico Um organismo com uma temperatura corporal amplamente determinada pelo seu ambiente externo.

Efeito Coriolis A deflexão da trajetória de um objeto em virtude da rotação da Terra.

Efeito de diluição A probabilidade reduzida, ou diluída, de predação de um único animal quando ele está em um grupo.

Efeito de gargalo Redução da diversidade genética em uma população, devido a um grande declínio do tamanho populacional.

Efeito de herança Uma influência de longa duração dos processos históricos na ecologia atual de uma área.

Efeito de prioridade Quando a chegada de uma espécie em um local afeta a colonização subsequente de outras espécies.

Efeito de resgate Quando dispersores suplementam uma subpopulação em declínio, evitando assim que a subpopulação seja extinta.

Efeito direto Interação de duas espécies que não envolve outras espécies.

Efeito estufa O processo da radiação solar que atinge a Terra, sendo convertida em radiação infravermelha, e absorvida e reirradiada pelos gases atmosféricos.

Efeito fundador Quando um número pequeno de indivíduos deixa uma grande população para colonizar uma nova área, levando apenas uma pequena quantidade da variação genética.

Efeito indireto Interação de duas espécies envolvendo uma ou mais espécies intermediárias.

Efeito indireto mediado pela densidade Causado pelas mudanças na densidade de uma espécie intermediária.

Efeito indireto mediado pelo atributo Efeito indireto causado por mudanças nos atributos de uma espécie intermediária.

Eficiência de assimilação Percentual de energia consumida que é assimilada.

Eficiência de consumo Percentual de energia ou biomassa em um nível trófico que é consumido pelo próximo nível trófico superior.

Eficiência de produção líquida Percentual da energia assimilada usada para o crescimento e a reprodução.

Eficiência ecológica Percentual da produção líquida de um nível trófico comparado com o próximo nível trófico inferior. *Também conhecida como* **Eficiência da cadeia alimentar**.

Egoísmo Quando o doador do comportamento social obtém ganho na aptidão e o receptor, diminuição.

El Niño–Oscilação Sul (ENOS) As mudanças periódicas nos ventos e nas correntes oceânicas no Pacífico Sul, que causam mudanças meteorológicas em grande parte do mundo.

Endêmica Espécie que vive em um local único, frequentemente isolado.

Endoparasita Um parasita que vive dentro de um organismo.

Endotérmico Um organismo que consegue produzir calor metabólico suficiente para elevar a temperatura corporal até uma temperatura mais alta do que o ambiente externo.

Energia assimilada Parte da energia que um consumidor digere e absorve.

Energia egestada Parte da energia consumida que é excretada ou regurgitada.

Energia respirada Parte da energia assimilada que um consumidor usa para a respiração.

Envelope ecológico O intervalo de variação das condições ecológicas que se prevê serem adequadas para uma espécie.

Epilímnio A camada de superfície da água em um lago ou uma lagoa.

Epistasia Quando a expressão de um gene é controlada por outro gene.

Equador solar A latitude que recebe os raios mais diretos do Sol.

Erro padrão da média Medida da variação dos dados que leva em conta o número de vezes que a medida foi feita para calcular o desvio padrão.

Esclerófila Vegetação que possui folhas pequenas e duradouras.

Especiação A evolução de novas espécies.

Especiação alopátrica A evolução de novas espécies pelo processo de isolamento geográfico.

Especiação simpátrica A evolução de novas espécies sem isolamento geográfico.

Especialista Espécie que interage somente com outra espécie, ou poucas espécies proximamente aparentadas.

Espécie pioneira A primeira espécie a chegar em um local.

Espécie-chave Espécie que afeta significativamente a estrutura das comunidades a despeito do fato de os indivíduos daquela espécie não serem particularmente numerosos.

Espécies Historicamente definido como um grupo de organismos que naturalmente cruzam entre si e produzem descendentes férteis. A pesquisa atual demonstra que nenhuma definição única pode ser aplicada a todos os organismos.

Espécies-reservatório Espécies que conseguem transmitir um parasita, mas não sucumbem à doença que o parasita causa em outras espécies.

Estabilidade da comunidade Capacidade de uma comunidade em manter uma estrutura específica.

Estação de crescimento Os meses em um local que são suficientemente quentes para possibilitar o crescimento das plantas.

Estado de equilíbrio dinâmico Quando os ganhos e perdas dos sistemas ecológicos estão em equilíbrio.

Estado estável alternativo Quando uma comunidade é perturbada a tal ponto que a composição de espécies e a abundância relativa das populações na comunidade mudam, e a nova estrutura da comunidade é resistente a uma mudança adicional.

Estágio seral Cada estágio de mudança em uma comunidade durante o processo de sucessão.

Estequiometria ecológica Estudo do equilíbrio de nutrientes nas interações ecológicas, como entre um herbívoro e uma planta.

Estivação A diminuição dos processos metabólicos durante o verão em resposta a condições quentes ou secas.

Estômatos Pequenas aberturas na superfície das folhas, que atuam como os pontos de entrada para o CO_2 e de saída para o vapor de água.

Estratificação A condição de um lago ou uma lagoa na qual a água de superfície mais quente e menos densa flutua sobre a água mais fria e mais densa do fundo.

Estrutura espacial O padrão de densidade e espaçamento dos indivíduos em uma população.

Estrutura etária A proporção de indivíduos em uma população que ocorre em diferentes classes etárias.

Eussocial Um tipo de animal social no qual os indivíduos vivem em grandes grupos com gerações sobrepostas, cooperação na construção de ninhos e cuidado parental e dominância reprodutiva por um ou poucos indivíduos.

Eutroficação Um aumento na produtividade dos ecossistemas aquáticos.

Eutroficação cultural Um aumento na produtividade dos ecossistemas aquáticos causado por atividades humanas.

Evaporação A transformação da água do estado líquido para o gasoso por meio do acréscimo de energia térmica.

Evapotranspiração potencial (ETP ou PET) A quantidade de água que poderia ser evaporada do solo e transpirada pelas plantas, dadas as umidades e temperaturas médias.

Eventos de extinção em massa Eventos nos quais pelo menos 75% das espécies existentes são extintas em um período de 2 milhões de anos.

Evolução Mudança na composição genética de uma população ao longo do tempo.

Evolução convergente Um fenômeno no qual duas espécies que descendem de ancestrais não aparentados apresentam aparência semelhante, porque evoluíram sob forças seletivas similares.

Experimento de manipulação Processo pelo qual uma hipótese é testada alterando-se um fator que represente uma causa subjacente do fenômeno.

Experimento natural Uma abordagem para testar uma hipótese que se baseia na variação natural no ambiente.

Facilitação Mecanismo de sucessão no qual a existência de uma espécie aumenta a probabilidade de que uma segunda possa estabelecer-se.

Fecundidade O número de filhotes produzido por um organismo a cada episódio reprodutivo.

Fenótipo Atributos de um organismo, tais como comportamento, morfologia, ou fisiologia.

Fissão binária Reprodução por meio de duplicação de genes, seguida de divisão da célula em duas células idênticas.

Fixação do nitrogênio O processo de converter nitrogênio atmosférico em formas que os produtores podem utilizar.

Flores perfeitas Flores que contêm tanto partes masculinas quanto femininas.

Floresta boreal Um bioma densamente ocupado por árvores de acículas perenes, com uma estação de crescimento curta e invernos rigorosos. *Também conhecida como* **Taiga**.

Floresta pluvial temperada Um bioma conhecido por temperaturas amenas e precipitação abundante, dominado por florestas perenes.

Floresta pluvial tropical Um bioma quente e chuvoso, caracterizado por diversas camadas de vegetação exuberante.

Floresta sazonal temperada Um bioma com condições de temperatura e precipitação moderada, dominado por árvores decíduas.

Floresta sazonal tropical Um bioma com temperaturas quentes e estações úmidas e secas pronunciadas, dominado por árvores decíduas que desfolham durante a estação seca.

Força de seleção Diferença entre a média da distribuição fenotípica antes e depois da seleção, medida em unidades de desvios padrão.

Forrageamento de local central Comportamento de forrageamento no qual os alimentos adquiridos são trazidos até um local central, como um ninho com filhotes.

Forrageamento sensível ao risco O comportamento de forrageamento que é influenciado pela presença de predadores.

Fotoperíodo A quantidade de luz que ocorre diariamente.

Fotorrespiração A oxidação de carboidratos em CO_2 e H_2O pela RuBisCO, que reverte as reações de luz da fotossíntese.

Fotossíntese C_3 A via fotossintética mais comum, na qual o CO_2 é inicialmente assimilado em um composto com três carbonos, o gliceraldeído 3-fosfato (G3P).

Fotossíntese C_4 Uma via fotossintética na qual o CO_2 é assimilado inicialmente dentro de um composto de quatro carbonos, o ácido oxaloacético (OAA).

Fragmentação de *habitats* O processo de dividir *habitats* grandes em diversos *habitats* menores.

Fungos ectomicorrizais Fungos caracterizados por hifas que circundam as raízes das plantas e entram entre as células das raízes, mas raramente nas células.

Fungos endofíticos Fungos que vivem dentro dos tecidos de uma planta.

Fungos endomicorrizais Fungos caracterizados por filamentos hifais que se estendem até longe e para dentro do solo, e penetram nas células da raiz entre a parede celular e a membrana celular.

Fungos micorrizais Fungos que circundam as raízes das plantas e auxiliam-nas na obtenção de água e minerais.

Fungos micorrizais arbusculares Tipo de fungos endomicorrizais que infecta um enorme número de plantas, incluindo macieiras, pereiras, pés de café e gramíneas.

Gases de estufa Compostos na atmosfera que absorvem a energia térmica do infravermelho emitida pela Terra e, então, passam a refletir parte desta energia de volta para a Terra.

Generalista Espécie que interage com muitas outras espécies.

Genótipo Conjunto de genes que um organismo carrega.

Giro Um padrão de circulação da água em grande escala entre os continentes.

Glicerol Produto químico que impede que as pontes de hidrogênio da água se juntem para formar gelo, a menos que as temperaturas estejam muito abaixo do ponto de congelamento.

Glicoproteínas Grupo de compostos que pode ser utilizado para diminuir a temperatura de congelamento da água.

Gônadas Os órgãos sexuais primários em animais.

Gondwana A massa de terra do sul que se separou da Pangeia há cerca de 150 Ma e, subsequentemente, se dividiu em América do Sul, África, Antártida, Austrália e Índia.

Guarda de parceiro Comportamento no qual um parceiro impede que o outro realize copulações extrapar.

Guilda Em um determinado nível trófico, grupo de espécies que se alimenta de itens semelhantes.

Habitat O lugar ou ambiente físico no qual um organismo vive.

Haplodiploide Sistema de determinação sexual, no qual um sexo é haploide e o outro é diploide.

Herbívoro Organismo que consome produtores, como plantas e algas.

Herdabilidade Proporção da variação total fenotípica causada pela variação genética.

Hermafrodita Um indivíduo que produz ambos os gametas masculinos e femininos.

Hermafroditas sequenciais Indivíduos que apresentam funções reprodutivas masculina ou feminina, e depois trocam de função.

Hermafroditas simultâneos Indivíduos que apresentam funções reprodutivas masculina e feminina ao mesmo tempo.

Heterozigoto Quando um indivíduo tem dois alelos diferentes de um gene específico.

Hibernação Um tipo de dormência que ocorre em mamíferos, na qual os indivíduos diminuem os custos energéticos do estado de atividade reduzindo sua frequência cardíaca e temperatura corporal.

Hierarquia de dominância Classificação social entre os indivíduos de um grupo, geralmente determinada por meio de disputas, como luta ou outros combates de força ou habilidade.

Hiperosmótico Quando um organismo apresenta concentração mais elevada de soluto nos seus tecidos que a água circundante.

Hipolímnio A camada mais profunda de água em um lago ou uma lagoa.

Hipo-osmótico Quando um organismo apresenta menor concentração de soluto nos seus tecidos que a água circundante.

Hipótese Uma ideia que potencialmente explica uma observação repetida.

Hipótese da boa saúde A hipótese de que um indivíduo escolhe os parceiros mais saudáveis.

Hipótese da energia-diversidade A hipótese de que os locais com quantidades maiores de energia são capazes de sustentar um número maior de espécies.

Hipótese da Rainha Vermelha Hipótese de que a seleção sexuada possibilita que os hospedeiros evoluam em uma taxa em que eles sejam capazes de se contrapor à rápida evolução dos parasitas.

Hipótese de perturbação intermediária A hipótese de que mais espécies estão em uma comunidade que sofre perturbações ocasionalmente do que em uma comunidade frequente ou raramente perturbada.

Hipótese dos bons genes A hipótese de que um indivíduo escolhe um parceiro que apresente um genótipo superior.

Hipótese final Hipótese que explica por que um organismo responde de determinada maneira ao seu ambiente — ou seja, os custos em termos de aptidão e os benefícios de uma resposta específica.

Hipótese próxima Hipótese que aborda as mudanças imediatas nos hormônios, fisiologia, sistema nervoso, ou do sistema muscular de um organismo.

História de vida A cronologia de crescimento, desenvolvimento, reprodução e sobrevivência de um organismo.

Homeostase A capacidade de um organismo de manter condições internas constantes em face de um ambiente externo variante.

Homeotérmico Um organismo que mantém condições de temperatura constantes dentro das células.

Homogeneização biótica O processo pelo qual as composições únicas de espécies, originalmente encontradas em diferentes regiões, lentamente se tornam mais semelhantes devido ao movimento de pessoas, cargas e espécies.

Homozigoto Quando um indivíduo tem dois alelos idênticos de um gene específico.

Horizonte Uma camada distinta de solo.

Imagem de busca Uma imagem mental aprendida que ajuda o predador a localizar e capturar alimentos.

Independentes da densidade Fatores que limitam o tamanho populacional independentemente de sua densidade.

Índice de Shannon (*H'*) Medida da diversidade de espécies, dada pela seguinte fórmula:

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} (p_i)(\ln p_i)$$

Também conhecido como **Índice de Shannon-Wiener**.

Índice de Simpson Medida da diversidade de espécies, dada pela seguinte fórmula:

$$\frac{1}{\sum_{i=1}^{s}(p_i)^2}$$

Indivíduo Um ser vivo; a unidade mais fundamental da ecologia.

Inércia térmica A resistência a uma mudança na temperatura devido a um volume corporal grande.

Inibição Mecanismo de sucessão no qual uma espécie diminui a probabilidade de que uma segunda se estabeleça.

Intemperismo A alteração física e química do material rochoso próximo da superfície da Terra.

Investimento parental A quantidade de tempo e energia que os pais dedicam aos filhotes.

Íon bicarbonato (HCO_3^-) Um ânion formado pela dissociação do ácido carbônico.

Íon carbonato (CO_3^{2-}) Um ânion formado pela dissociação do ácido carbônico.

Íons Átomos ou grupos de átomos que são eletricamente carregados.

Isóclina de crescimento populacional zero Tamanhos populacionais nos quais uma população apresenta crescimento zero.

Isóclina de equilíbrio O tamanho populacional de uma espécie que faz com que a população de outra espécie se torne estável. *Também denominada* **Isóclina de crescimento zero**.

Isoenzimas Diferentes formas de uma enzima que catalisa uma determinada reação.

Iteroparidade Quando os organismos se reproduzem múltiplas vezes durante a vida.

Lago Um bioma aquático maior do que uma lagoa, e caracterizado por água doce parada, com no mínimo alguma área de água que seja profunda o bastante para que as plantas não se elevem acima da superfície da água.

Lagoa Um bioma aquático menor do que um lago, e caracterizado por água doce parada, com no mínimo alguma área de água que seja profunda o bastante para que as plantas não se elevem acima da superfície da água.

Laterização A decomposição das partículas de argila, que resulta na lixiviação do silício do solo, deixando os óxidos de ferro e alumínio predominando por todo o perfil do solo.

Laurásia A massa de terra do norte que se separou da Pangeia há cerca de 150 Ma e, subsequentemente, se dividiu em América do Norte, Europa e Ásia.

Lei da conservação da matéria A matéria não pode ser criada ou destruída, somente mudar de forma.

Lei do mínimo de Liebig Lei que estabelece que uma população aumente até que o suprimento do recurso mais limitante impeça o seu crescimento adicional.

Levantamento Contagem de um subconjunto de uma população.

Levantamento com base na área e no volume Levantamentos que definem os limites de uma área ou volume e, em seguida, contam todos os indivíduos naquele espaço.

Levantamento de marcação e recaptura Método de estimativa da população, no qual os pesquisadores capturam e marcam um subconjunto de uma população de uma área, depois o devolvem à área e então capturam uma segunda amostra da população após decorrido algum tempo.

Levantamento por transecção linear Levantamentos que contam o número de indivíduos observados à medida que se movem ao longo de uma linha.

Liberação de calor latente Quando o vapor de água é convertido de volta em líquido, a água libera energia na forma de calor.

Limitação de dispersão A ausência de uma população em um *habitat* adequado em virtude de barreiras à dispersão.

Lixiviação Um processo no qual a água subterrânea remove algumas substâncias dissolvendo-as e levando-as para baixo através do solo até as camadas inferiores.

Longevidade O tempo de vida de um organismo. *Também conhecido como* **Expectativa de vida**.

Lótico Caracterizado por água doce fluindo.

Luz visível Comprimentos de onda entre a radiação infravermelha e ultravioleta, visíveis ao olho humano.

Macroevolução Evolução em níveis maiores de organização, incluindo espécies, gêneros, famílias, ordens e filos.

Malignidade Quando uma interação social reduz a aptidão do doador e do receptor.

Manguezal Um bioma que ocorre ao longo das costas tropicais e subtropicais, e que contém árvores tolerantes ao sal, com raízes submersas em água.

Manipulação Fator que queremos variar em um experimento. *Também conhecido como* **Tratamento**.

Meia-vida O tempo exigido por uma substância para se decompor até a metade da sua concentração original.

Melanismo industrial Fenômeno no qual atividades industriais causam o escurecimento de *habitats*, devido à poluição e, como resultado, os indivíduos que possuem fenótipos mais escuros são favorecidos pela seleção.

Membrana semipermeável Membrana que possibilita que apenas determinadas moléculas passem através dela.

Mesopredadores Carnívoros relativamente pequenos que consomem herbívoros.

Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) Uma via fotossintética na qual a assimilação do carbono em um composto com quatro carbonos ocorre à noite.

Microcosmo Sistema ecológico simplificado que tenta replicar as características essenciais deste tipo de sistema em uma montagem de laboratório ou de campo.

Microevolução A evolução de populações.

Micro-habitat Um local específico dentro de um *habitat* que tipicamente difere nas condições ambientais de outras partes do *habitat*.

Mimetismo batesiano Quando espécies palatáveis desenvolvem coloração de alerta que se assemelha à de espécies não palatáveis.

Mimetismo mülleriano Quando diversas espécies não palatáveis desenvolvem um padrão similar de coloração de alerta.

Mineralização O processo de decompor compostos orgânicos em compostos inorgânicos.

Mixótrofo Organismo que obtém sua energia a partir de mais de uma fonte.

Modelagem de nicho ecológico O processo de determinar as condições de *habitat* adequado para uma espécie.

Modelo de crescimento exponencial Modelo de crescimento populacional no qual a população aumenta continuamente a uma taxa exponencial.

Modelo de crescimento geométrico Modelo de crescimento populacional que compara o tamanho das populações em intervalos de tempo regulares.

Modelo de crescimento logístico Modelo de crescimento que descreve o crescimento lento das populações em altas densidades.

Modelo de Lotka-Volterra Um modelo de interações predador-presa que incorpora oscilações nas abundâncias de predadores e presas, e mostra que a quantidade de predadores tem uma defasagem em relação à quantidade de suas presas.

Modelo de metapopulação básico Um modelo que descreve um cenário no qual existem manchas de *habitat* adequado inseridas em uma matriz de *habitat* inadequado.

Modelo de metapopulação de paisagem Modelo de população que considera diferenças tanto na qualidade das manchas adequadas quanto na qualidade da matriz circundante.

Modelo de metapopulação fonte-sumidouro Modelo de população construído sobre o modelo de metapopulação básico e que considera o fato de que nem todas as manchas de *habitat* adequado são de igual qualidade.

Modelo determinístico Modelo projetado para prever um resultado sem considerar a variação aleatória na taxa de crescimento populacional.

Modelo estocástico Modelo que incorpora a variação aleatória na taxa de crescimento populacional.

Modelo matemático Representação de um sistema com um conjunto de equações que correspondem às relações hipotéticas entre os componentes do sistema.

Modelo suscetível-infectado-resistente (S-I-R) O modelo mais simples de transmissão de doença infecciosa que incorpora a imunidade.

Monogamia Sistema de acasalamento no qual um vínculo social entre um macho e uma fêmea persiste pelo período necessário para criar a prole.

Monoicia Plantas com flores masculinas e femininas separadas no mesmo indivíduo.

Mudança climática global Um fenômeno que se refere às mudanças nos climas da Terra, incluindo o aquecimento global, mudanças na distribuição global da precipitação e temperaturas, mudanças na intensidade das tempestades e alterações da circulação oceânica.

Mutação Mudança aleatória na sequência de nucleotídios em regiões do DNA que compreendem ou controlam a expressão de um gene.

Mutualismo Interação de duas espécies em que cada uma recebe benefícios da outra.

Mutualistas facultativos Duas espécies que proporcionam benefícios de aptidão uma à outra, mas a interação não é crítica para a sobrevivência de ambas.

Mutualistas obrigatórios Duas espécies que proporcionam benefícios de aptidão uma à outra e necessitam uma da outra para sobreviver.

Necrófago Organismo que consome animais mortos.

Nicho A gama de condições bióticas e abióticas que um organismo pode tolerar.

Nicho fundamental Intervalo de condições abióticas sob as quais as espécies podem persistir.

Nicho percebido Intervalo de condições abióticas e bióticas sob as quais uma espécie persiste.

Nitrificação O processo final no ciclo do nitrogênio, que converte o amônio em nitrito (NO_2^2) e então de nitrito em nitrato (NO_3^2).

Nível trófico O nível em uma cadeia ou teia alimentar de um ecossistema.

Observações Informações, incluindo as medidas, que são obtidas dos organismos ou do ambiente; também conhecidas como **Dados**.

Onívoro Espécie que se alimenta em diversos níveis tróficos.

Oscilações amortecidas Padrão de crescimento populacional, no qual a população inicialmente oscila, mas a magnitude das oscilações declina com o tempo.

Osmorregulação Mecanismos que os organismos usam para manter o equilíbrio de soluto adequado.

Osmose Movimento da água através de uma membrana semipermeável.

Ótimo Intervalo estreito de condições ambientais às quais um organismo está mais bem adaptado.

Ótimo térmico Intervalo de temperaturas no qual os organismos desempenham melhor.

Overshoot Quando uma população cresce além da sua capacidade de suporte.

Pangeia A massa de terra única que existiu na Terra há cerca de 250 Ma e, subsequentemente, se dividiu em Laurásia e Gondwana.

Parasita Organismo que vive dentro ou sobre outro organismo, mas raramente o mata.

Parasitoide Organismo que vive dentro e consome os tecidos de um hospedeiro vivo, e acaba por matá-lo.

Paridade O número de episódios reprodutivos que um organismo experimenta.

Partenogênese Um tipo de reprodução assexuada, em que um embrião é produzido sem fertilização.

Patógeno Parasita que causa doença em seu hospedeiro.

Pecilotérmico Um organismo que não apresenta temperaturas corporais constantes.

Perene Um organismo com duração de vida de mais de 1 ano.

Permafrost Um fenômeno no qual camadas do solo estão permanentemente congeladas.

pH Medida da acidez ou alcalinidade; definido como pH = 2log (concentração de H^+).

Pirâmide de biomassa Pirâmide trófica que representa o *standing crop* de organismos presentes nos grupos tróficos diferentes.

Pirâmide de energia Pirâmide trófica que mostra a energia total existente em cada nível trófico.

Pirâmide trófica Gráfico composto de retângulos empilhados representando a quantidade de energia ou biomassa em cada grupo trófico.

Plasticidade fenotípica A capacidade de um único genótipo produzir diversos fenótipos.

Pleiotropia Quando um único gene afeta múltiplos atributos.

Podzolização Um processo que ocorre em solos ácidos típicos de regiões frias e úmidas, no qual as partículas de argila se decompõem no horizonte E, e seus íons solúveis são transportados para baixo até o horizonte B inferior.

Poliandria Sistema de acasalamento no qual uma fêmea cruza com mais de um macho.

Poligamia Um sistema de acasalamento no qual um único indivíduo de um sexo forma vínculos sociais duradouros com mais de um indivíduo do sexo oposto.

Poligênico Quando um único atributo é afetado por diversos genes.

Poliginia Sistema de acasalamento no qual um macho cruza com mais de uma fêmea.

Poliploide Uma espécie com três ou mais conjuntos de cromossomos.

Poluição térmica Rejeito líquido quente demais para as espécies aquáticas suportarem.

Ponto de equilíbrio conjunto O ponto no qual as isóclinas de equilíbrio em relação às populações de predadores e presas se cruzam.

Ponto de inflexão O ponto em uma curva de crescimento sigmoide no qual a população alcança a sua taxa de crescimento máxima.

Ponto de murchamento O potencial de água no qual a maioria das plantas deixa de conseguir recuperar a água do solo, que é de aproximadamente 21,5 MPa.

Ponto de saturação O limite da quantidade de vapor de água que o ar consegue conter.

Pontos de passagem Pequenas manchas de *habitat* intervenientes que os organismos em dispersão podem usar para se mover entre grandes *habitats* favoráveis.

***Pool* de espécies regionais** O conjunto de espécies que ocorrem em uma região.

***Pool* gênico** Coleção de alelos de todos os indivíduos em uma população.

População Indivíduos da mesma espécie que vivem em uma determinada área.

População mínima viável (PMV) O menor tamanho da população que uma espécie pode persistir em face da variação ambiental.

Potencial de água Uma medida da energia potencial da água.

Potencial mátrico A energia potencial produzida pelas forças de atração entre as moléculas de água e as partículas do solo. *Também conhecido como* **Potencial da matriz**.

Potencial osmótico A força com a qual uma solução aquosa atrai a água por osmose.

Predador Organismo que mata e consome parcial ou totalmente outro indivíduo.

Predadores de topo Predadores que geralmente consomem herbívoros e mesopredadores.

Pressão de raiz Quando o potencial osmótico nas raízes de uma planta retira a água do solo e a força para dentro dos elementos do xilema.

Previsão A consequência lógica de uma hipótese.

Primeira lei da termodinâmica A energia não pode ser criada ou destruída, somente pode mudar de forma. *Também conhecida como* **Lei da conservação de energia**.

Princípio da exclusão competitiva O princípio de que duas espécies não podem coexistir indefinidamente quando ambas são limitadas pelo mesmo recurso.

Princípio de alocação A observação de que quando os recursos são dedicados para uma estrutura corporal, uma função fisiológica ou um comportamento, eles não podem ser alocados para outro.

Princípio do *handicap* O princípio de que quanto maior a desvantagem que um indivíduo carrega, maior deve ser a sua capacidade de compensá-la.

Produtividade primária bruta (PPB) Taxa na qual a energia é capturada e assimilada pelos produtores em uma determinada área.

Produtividade primária líquida (PPL) Taxa de energia assimilada pelos produtores e convertida em biomassa do produtor em uma determinada área.

Produtividade primária Taxa na qual a energia solar ou química é capturada e convertida em ligações químicas pela fotossíntese ou quimiossíntese.

Produtividade secundária líquida Taxa de acumulação de biomassa dos consumidores em uma determinada área.

Produtor Organismo que usa a fotossíntese para converter a energia solar em compostos orgânicos ou que usa quimiossíntese para converter energia química em compostos orgânicos. *Também conhecido como* **Autótrofo**.

Promiscuidade Sistema de acasalamento no qual os machos copulam com várias fêmeas (e as fêmeas, com vários machos), e eles não criam um vínculo social duradouro.

Q10 A razão entre a taxa de um processo fisiológico em uma determinada temperatura e essa mesma taxa a uma temperatura 10°C mais fria.

Radiação A emissão de energia eletromagnética por uma superfície.

Radiação eletromagnética A energia solar que vem em pacotes de pequenas unidades semelhantes a partículas, denominadas fótons.

Rainha A fêmea dominante, que coloca ovos em sociedades de insetos eussociais.

Randomização Aspecto do projeto do experimento em que cada unidade experimental tem uma possibilidade igual de ser associada a uma determinada manipulação.

Receptor O indivíduo que recebe o comportamento de um doador em uma interação social.

Recessivo Alelo cuja expressão é mascarada pela presença de outro.

Recife de corais Um bioma marinho encontrado em águas quentes e rasas que permanecem a 20°C durante todo o ano.

Recombinação Reorganização dos genes que pode ocorrer enquanto o DNA é copiado durante a meiose, e os cromossomos trocam material genético.

Recurso Qualquer item que um organismo consuma ou utilize e que cause um aumento na taxa de crescimento de uma população quando se torna mais disponível.

Recursos não renováveis Recursos que não são regenerados.

Recursos renováveis Recursos que são constantemente regenerados.

Região Afrotropical A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde à maior parte da África. *Também conhecida como* **Região Etiopiana**.

Região Australasiana A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde a Austrália, Nova Zelândia e Nova Guiné.

Região fotossinteticamente ativa Comprimentos de onda de luz adequados para a fotossíntese.

Região Indomalásia A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde à Índia e ao sudoeste da Ásia; *Também conhecida como* **Região Oriental**.

Região Neoártica A região biogeográfica do Hemisfério Norte que corresponde aproximadamente à América do Norte.

Região Neotropical A região biogeográfica do Hemisfério Sul que corresponde à América do Sul.

Região Paleártica A região biogeográfica do Hemisfério Norte que corresponde à Eurásia.

Regressão Um declínio substancial na densidade, tipicamente bem abaixo da sua capacidade de suporte.

Regressão Uma ferramenta estatística que determina se existe uma relação entre duas variáveis e que também descreve a natureza dessa relação.

Relação simbiótica Quando dois tipos diferentes de organismos vivem em um relacionamento físico próximo.

Replicação Capacidade de produzir um resultado semelhante várias vezes.

Reprodução assexuada Um mecanismo de reprodução no qual a progênie herda DNA de um só genitor.

Reprodução sexuada Um mecanismo de reprodução no qual a progênie herda DNA de ambos genitores.

Reprodução vegetativa Uma forma de reprodução assexuada na qual um indivíduo é gerado por tecidos parentais não sexuais.

Resfriamento adiabático O efeito de resfriamento pela redução da pressão sobre o ar à medida que ele sobe na atmosfera e se expande.

Resiliência da comunidade Tempo que leva após uma perturbação para uma comunidade retornar ao seu estado original.

Resistência às infecções A capacidade de um hospedeiro evitar a ocorrência de infecção.

Resistência da comunidade O quanto uma comunidade muda quando sofre alguma perturbação, como a adição ou remoção de uma espécie.

Resposta funcional A relação entre a densidade das presas e a taxa de consumo alimentar de um predador individual.

Resposta funcional do tipo I Uma resposta funcional na qual a taxa de consumo de presas de um predador aumenta de modo linear, com um aumento na densidade de presas, até que ocorra a saciedade.

Resposta funcional do tipo II Uma resposta funcional na qual a taxa de consumo de presas de um predador começa a diminuir à medida que a densidade de presas aumenta e, em seguida, alcança o platô quando ocorre a saciedade.

Resposta funcional do tipo III Uma resposta funcional na qual um predador exibe baixo consumo de presas sob baixas densidades, rápido consumo sob densidades moderadas e diminuição do consumo sob altas densidades de presas.

Resposta numérica Uma variação no número de predadores pelo crescimento ou deslocamento populacional devido à imigração ou à emigração.

Ressurgência Um movimento para cima da água oceânica.

Retroalimentação negativa A ação de mecanismos de resposta internos que restaura um sistema até um estado desejado, ou ponto de ajuste, quando o sistema se desvia daquele estado.

Riacho Um canal estreito de água doce com fluxo rápido. *Também conhecido como* **Córrego**.

Rio Um canal largo de água doce com fluxo lento.

Riqueza de espécies Refere-se ao número de espécies em uma comunidade.

Rocha matriz A camada de leito rochoso subjacente ao solo e que desempenha um papel importante na determinação do tipo de solo que será formado acima dela.

Salinização O processo de irrigação contínua que causa aumento da salinidade do solo.

Saturação Limite superior de solubilidade na água.

Seleção Processo pelo qual certos fenótipos são favorecidos para sobreviver e reproduzir em relação a outros fenótipos.

Seleção artificial A seleção na qual os humanos decidem quais indivíduos se reproduzirão, e a criação é realizada com um objetivo preconcebido em relação aos atributos da população.

Seleção de espécies O processo de selecionar espécies no *pool* regional entre locais, de acordo com as suas adaptações e interações.

Seleção dependente da frequência Quando o fenótipo mais raro em uma população é favorecido pela seleção natural.

Seleção direcional Quando indivíduos com fenótipos extremos apresentam maior aptidão que o fenótipo médio da população.

Seleção direta A seleção que favorece a aptidão direta.

Seleção disruptiva Quando indivíduos com fenótipos extremos apresentam maior aptidão que indivíduos com fenótipos intermediários.

Seleção estabilizadora Quando indivíduos com fenótipos intermediários apresentam maiores sucessos reprodutivo e de sobrevivência em comparação com aqueles com fenótipos extremos.

Seleção indireta A seleção que favorece a aptidão indireta. *Também conhecida como* **Seleção familiar**.

Seleção natural Alteração na frequência de genes em uma população por meio de sobrevivência diferencial e reprodução de indivíduos que apresentam certos fenótipos.

Seleção sexual Seleção natural para atributos sexuais específicos relacionados com a reprodução.

Seleção sexual desenfreada (*runaway*) Quando a seleção pela preferência de um atributo sexual e a seleção por aquele atributo continuam a se reforçar.

Semelparidade Quando os organismos se reproduzem apenas uma vez durante a vida.

Senescência Um declínio gradual na fecundidade e aumento na probabilidade de mortalidade.

Sensoriamento remoto Técnica que possibilita medir as condições na Terra a partir de um local distante, geralmente usando satélites ou aviões, que tiram fotografias de grandes áreas do planeta.

Serviços culturais São benefícios da biodiversidade que proporcionam valores estéticos, espirituais ou recreacionais.

Serviços de provisionamento Os benefícios da biodiversidade que os humanos utilizam, incluindo madeira, pele, carne, plantações, água e fibras.

Serviços de regulação Os benefícios da biodiversidade que incluem a regulação do clima, o controle de inundações e a purificação da água.

Serviços de suporte São serviços da biodiversidade que tornam possível aos ecossistemas existir, tais como a produção primária, a formação do solo e a ciclagem de nutrientes.

Sistema de acasalamento O número de parceiros que cada indivíduo tem e a duração da relação entre eles.

Sistemas ecológicos Entidades biológicas que apresentam tanto processos internos quanto interação com o ambiente externo.

Solo A camada de material alterado química e biologicamente que se sobrepõe ao leito rochoso ou outro material inalterado na superfície da Terra.

Soluto Substância dissolvida.

Sombra de chuva Uma região com condições secas, encontrada no lado de sotavento de uma cordilheira como resultado dos ventos úmidos do oceano, que causam precipitação no lado de barlavento.

***Standing crop* ("massa em pé")** A biomassa de produtores encontrados em uma determinada área no ecossistema em um específico momento no tempo.

Subpopulações Quando uma população maior é dividida em grupos menores que vivem em manchas isoladas.

Subpopulações de sumidouro Em *habitats* de baixa qualidade, as subpopulações que dependem de dispersores externos para manter a subpopulação em uma metapopulação.

Subpopulações-fonte Em *habitats* de alta qualidade, as subpopulações que atuam como uma fonte de dispersores em uma metapopulação.

Sucessão Processo pelo qual a composição de espécies de uma comunidade muda com o tempo.

Sucessão primária Desenvolvimento de comunidades em *habitats* que são inicialmente despidos de plantas e solo orgânico, como as dunas de areia, os fluxos de lava e a rocha nua.

Sucessão secundária Desenvolvimento de comunidades em *habitats* que foram perturbados e não contêm plantas, mas ainda contêm um solo orgânico.

Super-resfriamento Processo no qual as glicoproteínas no sangue impedem a formação de gelo, cobrindo todos os cristais de gelo que começam a se formar.

Tábua de vida de coorte Uma tábua de vida que acompanha um grupo de indivíduos nascidos ao mesmo tempo do nascimento até a morte do último indivíduo.

Tábua de vida estática Uma tábua de vida que quantifica a sobrevivência e a fecundidade de todos os indivíduos em uma população durante um único intervalo de tempo.

Tábuas de vida Tabelas que contêm dados da sobrevivência e fecundidade específicos das classes.

Taxa de crescimento intrínseco (r) A mais alta taxa de crescimento *per capita* possível para uma população.

Taxa de crescimento O número de novos indivíduos produzidos em um determinado intervalo de tempo menos o número de indivíduos que morrem.

Taxa de reprodução líquida O número total de filhotes fêmeas que se espera que uma fêmea média produza ao longo de sua vida.

Teia alimentar Representação complexa e realista de como as espécies alimentam-se umas das outras em uma comunidade.

Tempo A variação na temperatura e na precipitação em períodos de horas ou dias.

Tempo de duplicação O tempo necessário para que uma população duplique em tamanho.

Tempo de geração (T) O tempo médio entre o nascimento de um indivíduo e o nascimento de seus filhotes.

Tempo de manuseio A quantidade de tempo que um predador despende para consumir uma presa capturada.

Tempo de residência da biomassa Período de tempo que a biomassa permanece em um determinado nível trófico.

Tempo de residência da energia Duração de tempo que a energia gasta em um determinado nível trófico.

Teoria de coesão-tensão O mecanismo de transferência da água desde as raízes até as folhas em virtude da coesão e tensão da água.

Teoria de equilíbrio da biogeografia de ilhas Uma teoria que estabelece que o número de espécies em uma ilha reflete um equilíbrio entre a colonização de novas espécies e a extinção de espécies existentes.

Termóclina Uma profundidade intermediária da água em um lago ou lagoa com mudança brusca na temperatura em uma distância relativamente curta na profundidade.

Termófilas Com afinidade pelo calor.

Termorregulação A capacidade de um organismo controlar a temperatura do seu corpo.

Território Qualquer área defendida por um ou mais indivíduos contra a invasão de outros.

Teste do qui-quadrado Teste estatístico que determina se o número de eventos observados em diferentes classes difere de um número esperado de eventos, com base em uma hipótese específica.

Teste t Um teste estatístico que determina se as distribuições dos dados de dois grupos são significativamente diferentes.

Tolerância Mecanismo de sucessão em que a probabilidade de que uma espécie possa estabelecer-se depende da sua capacidade de dispersão e de persistir sob as condições físicas do ambiente.

Tolerância às infecções A capacidade de um hospedeiro minimizar o dano que uma infecção pode causar.

Torpor Um breve período de dormência que ocorre em aves e mamíferos, no qual os indivíduos reduzem a sua atividade e a sua temperatura corporal.

Trajetória populacional conjunta A trajetória simultânea das populações de predadores e presas.

Transmissão horizontal Quando um parasita se transfere entre indivíduos que não genitores e seus filhotes.

Transmissão vertical Quando um parasita é transmitido de um genitor para seus filhotes.

Transpiração O processo pelo qual as folhas conseguem produzir um potencial de água à medida que esta evapora das superfícies das células das folhas para dentro dos espaços ocos dentro das folhas.

Transporte ativo Movimento de moléculas ou íons através de uma membrana contra um gradiente de concentração.

Tundra O bioma mais frio, caracterizado por uma extensão sem árvores acima de um solo permanentemente congelado.

Unidade experimental Objeto ao qual aplicamos uma manipulação experimental.

Uniformidade de espécies Comparação da abundância relativa de cada espécie em uma comunidade.

Valor instrumental da biodiversidade Um foco no valor econômico que uma espécie pode prover.

Valor intrínseco da biodiversidade Um foco no valor inerente de uma espécie, não relacionado com qualquer benefício econômico.

Variância da amostra Uma medida que indica a dispersão dos dados em torno da média de uma população, quando apenas uma amostra da população foi medida.

Variância da média Uma medida que indica a dispersão de dados em torno da média de uma população, em que cada membro da população foi mensurado.

Variável contínua Uma variável que pode assumir qualquer valor numérico, incluindo valores que não são números inteiros.

Variável dependente Um fator que está sendo alterado.

Variável discreta Uma variável que está situada dentro de uma classe ou um agrupamento distinto. *Também denominada* **Variável nominal**.

Variável independente Um fator que faz as outras variáveis mudarem.

Vetor Um organismo que um parasita utiliza para se dispersar de um hospedeiro para outro.

Zona afótica A área das zonas nerítica e oceânica na qual a água é tão profunda que a luz solar não consegue penetrar.

Zona bêntica A área composta pelos sedimentos no fundo de lagos, lagoas e oceanos.

Zona de convergência intertropical (ZCIT) A área na qual as duas células de Hadley convergem, causando grandes quantidades de precipitação.

Zona entremarés Um bioma composto pela faixa estreita da costa entre os níveis da maré alta e da maré baixa.

Zona fótica A área das zonas nerítica e oceânica que contém luz suficiente para a fotossíntese das algas.

Zona limnética A água aberta além da zona litorânea, na qual os organismos fotossintéticos dominantes são algas flutuantes. *Também conhecida como* **Zona pelágica**.

Zona litorânea A área rasa nas margens de um lago ou de uma lagoa que contém vegetação enraizada.

Zona nerítica A zona oceânica para além do alcance do nível da maré mais baixa, que se estende até a profundidade de aproximadamente 200 m.

Zona oceânica A zona oceânica além da zona nerítica.

Zona profunda A área em um lago que é muito profunda para receber luz solar.

Zona ripária Uma faixa de vegetação terrestre ao longo de rios e riachos, que é influenciada por alagamentos sazonais e pela elevação de lençóis freáticos.